



**Rôle de l'architecture dans l'interception lumineuse des
couronnes de *Tectona grandis* et *Acacia mangium*.
Utilisation pour la simulation des bilans radiatifs dans
les systèmes agroforestiers.**

Céline Leroy

► **To cite this version:**

Céline Leroy. Rôle de l'architecture dans l'interception lumineuse des couronnes de *Tectona grandis* et *Acacia mangium*. Utilisation pour la simulation des bilans radiatifs dans les systèmes agroforestiers.. Ecologie, Environnement. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2005. Français. NNT: . tel-00012166

HAL Id: tel-00012166

<https://theses.hal.science/tel-00012166>

Submitted on 21 Apr 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

-SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC-

THESE

Présentée à l'université de Montpellier II pour obtenir le diplôme de
DOCTORAT

Spécialité : Biologie des Organismes

Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie

Ecole doctorale : Biologie des systèmes intégrés - Agronomie, Environnement

**Rôle de l'architecture dans l'interception lumineuse des
couronnes de *Tectona grandis* et *Acacia mangium*.
Utilisation pour la simulation des bilans radiatifs dans les
systèmes agroforestiers**

Céline LEROY

Soutenue le 12 décembre 2005 devant le jury composé de :

Christian Jay-Allemand, Professeur Université Montpellier II
Daniel Auclair, Directeur de recherche INRA, Montpellier
Nathalie Bréda, Directeur de recherche INRA, Nancy
Mériem Fournier, Professeur ENGREF, Kourou, Guyane
Daniel Barthélémy, Directeur de recherche INRA, Montpellier
Hervé Cochard, Directeur de recherche, INRA, Clermont-Ferrand

Président
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont rendu la réalisation de ce travail possible.

Je remercie d'abord Daniel Auclair, directeur de cette thèse, de m'avoir fait confiance et d'avoir dirigé ce travail de thèse.

Je remercie vivement Sylvie Sabatier, co-directrice de cette thèse, pour sa patience, son soutien constant, ses encouragements et ses nombreux conseils lors de la réalisation et de la rédaction de ce travail.

Je remercie également tous les membres du comité de thèse, Christian Jay-Allemand, Grégoire Vincent, Benoît Courbaud, Sylvie Sabatier et Daniel Auclair pour leurs précieux conseils tout au long de ces 3 années.

J'adresse mes plus sincères remerciements à Nathalie Bréda et Mériem Fournier qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de ce travail de thèse.

Toute ma gratitude à Christian Jay-Allemand pour me faire l'honneur de présider le jury de cette thèse et d'avoir participé à mon comité de thèse.

Je remercie chaleureusement Daniel Barthélémy d'avoir accepté de juger ce travail de thèse malgré son emploi du temps surchargé. Merci aussi pour sa bonne humeur et sa passion communicative pour le monde passionnant des plantes.

Je remercie aussi Hervé Cochard d'avoir accepté de lire et jugé ce travail.

L'intégralité du travail de terrain s'est déroulée en Indonésie, dans le cadre du projet SAFODS, au cours de 2 séjours de 5 mois. I would like to deeply thank Kurniatum Hairiah (Ibu Cho), Meine Van Noordwijk, George Cadish, Pak Didik, Betha Lusiana, Ni'matul and Pak Sitompul.

Dan terima kashi banyak untuk Pak Patriknyo, Tony, Santo, Novi, Christina, Eva, Degui, Dian dan Agung.

Je tiens à remercier vivement Yves Caraglio avec qui j'ai débuté cette aventure lors d'un stage de maîtrise puis de DEA. Je le remercie pour avoir guidé mes premiers pas dans le monde de l'architecture des plantes et de m'avoir soutenu et fait confiance. Ceci a été pour moi une base indispensable au bon déroulement du travail de terrain et notamment concernant l'analyse architecturale. Je remercie également Eric Nicolini avec qui j'ai pu partager également sa passion pour les plantes.

Je tiens à remercier vivement Marilyne Laurans pour son aide précieuse lors des représentations tridimensionnelles des arbres et surtout pour sa bonne humeur, sa gentillesse et son soutien constant pendant mes moments de doutes.

Un énorme merci à Michael Guérout pour sa patience, sa minutie et son talent d'artiste « coupeur de feuilles ».... Merci aussi pour son soutien, par e-mails interposés, quand j'étais perdue sans fixateur !!!

Merci à Jacques Escoute et Jean-Luc Verdeil pour m'avoir accueillie au laboratoire d'histologie et cytologie végétale du cirad, pour m'avoir initiée aux différentes techniques de coupes histologiques et pour leur discussion enrichissante dans ce domaine.

Je remercie Jean Dauzat pour m'avoir guidée dans l'utilisation de la plate-forme Archimed, pour ses conseils, sa relecture d'une partie du manuscrit et pour avoir assisté à mes comités de thèse.

Merci également à Jean-François Barczy pour son aide précieuse lors des simulations des Acacias sur AMAPsim et merci également à Hervé Rey pour ses conseils et sa relecture critique d'une partie du manuscrit.

Un grand merci également à Patrick Heuret et Yann Guédon, qui m'ont aidée dans l'utilisation des modèles Markoviens.

Je remercie vivement Régis Céréghino et Jérôme Orivel, du Cnrs de Toulouse, pour leur aide sur les réseaux de neurones. Merci à Jérôme pour ses nombreux conseils et son soutien tout au long de ce travail de thèse.

Je remercie infiniment Laurent Saint-André pour son regard critique et intéressé concernant mon travail de thèse qui a donné l'occasion de collaborer et d'écrire un article.

Merci également à Eric Garnier du Cefe et Anne Clément-Vidal du cirad pour leurs conseils et leurs discussions enrichissantes dans le domaine des structures des feuilles

Merci aussi à Christine Heinz qui m'a donné l'occasion de m'initier aux enseignements de botanique à l'université et à son soutien.

Je tiens également à exprimer mes remerciements à toute l'équipe AMAP pour leur soutien et leur aide. Merci à Yannick et Marie-Hélène pour leur aide dans les recherches bibliographiques.

Merci aussi à Claude-Eric, compagnon de bureau et à son tiroir bien garni ;-) Merci pour sa bonne humeur, son soutien, pour nos discussions enrichissantes, pour m'avoir supporté.....

Merci également à Carine Vera, Jérôme Chopard, Pierre Barbier de Reuille, Fernando Ramirez, Sandrine Isnard, Anne-Laure de Combeix, Cloé Paul-Victor, Nicolas Frank, Frédéric Boudon, Christian Gueret, Sabrina Coste, Céline Born ainsi qu'à Stéphanie & Cédric, Loïc, Fernando, Yahya, Nguyen... Je voudrais aussi remercier plus personnellement Guillaume Simonet, Anne Salvado et Christophe Proizy pour leurs soutiens constants, leurs conseils, leurs encouragements.....

Enfin je souhaite remercier mes parents qui m'ont encouragé et soutenu tout au long de mes études, ainsi que ma famille.

Sommaire

Introduction générale.....	6
1 Contexte général de l'étude.....	6
2 Etat de l'art sur les déterminants structurels de l'interception lumineuse.....	8
2.1 Distribution spatiale des feuilles au sein de la couronne et sur les axes.....	8
2.2 Modalités d'interception de la lumière à l'échelle de la feuille.....	9
3 Problématique de l'étude et choix des espèces.....	14
4 Objectifs de l'étude et choix méthodologique.....	16
Chapitre 1 : Concepts méthodologiques.....	19
1 Quantification <i>in situ</i> de la lumière sous les couronnes des arbres.....	19
1.1 Caractéristiques de la lumière.....	19
1.2 Quantification <i>in situ</i> de la lumière disponible.....	19
2 Méthodes d'estimation de la lumière transmise sous les couronnes des arbres.....	20
2.1 Les modèles basés sur une approche « milieu diffusant » ou modèles discrets.....	20
2.2 Modèles géométriques simples.....	21
2.3 Modèles mixtes.....	21
2.4 Modèles infographiques.....	22
3 Définitions des termes relatifs à la croissance et à la ramification des végétaux vasculaires.....	24
3.1 La croissance.....	24
3.2 La ramification.....	26
4 Concepts d'architecture végétale.....	27
4.1 Le modèle architectural.....	27
4.2 L'unité architecturale.....	28
4.3 La réitération.....	29
4.4 Niveaux d'organisation.....	30
4.5 Gradients morphogénétiques.....	31
5 Concepts de la chaîne logicielle AMAPsim : l'axe de référence.....	32
Chapitre 2 : Matériel végétal et site d'étude.....	34
1 Le choix des espèces.....	34
1.1 <i>Acacia mangium</i>	34
1.2 <i>Tectona grandis</i>	38
2 Le site d'étude.....	42
2.1 Sumatra.....	43
Chapitre 3 : Croissance et développement architectural chez <i>Acacia mangium</i> et <i>Tectona grandis</i>	45
1 Objectifs.....	45
2 Matériels et méthodes.....	46
2.1 Analyse architecturale.....	46
2.2 Dynamique de croissance.....	47
2.3 Croissance et ramification.....	48
2.5 Présentation des résultats.....	55
3 Analyse architecturale et quantitative de la croissance et du développement de l' <i>Acacia mangium</i>	56
3.1 Architecture et variabilité.....	56
3.2 Modalités de croissance et de ramification.....	63
4 Analyse architecturale et quantitative de la croissance et du développement de <i>Tectona grandis</i>	72
4.1 Architecture et variabilité.....	72
4.2 Modalités de croissance et de ramification.....	77
5 Comparaison des 2 espèces.....	83
5.1 Développement architectural.....	83
5.2 Caractéristiques dendrométriques et morphologiques.....	83

Chapitre 4 : Répartition et caractéristiques des organes foliaires chez <i>Acacia mangium</i> et <i>Tectona grandis</i>	85
1 Objectifs	85
2 Matériels et méthodes	86
2.1 Détermination de la surface foliaire.....	86
2.2 Distribution des angles foliaires	86
2.3 Caractéristiques foliaires	89
2.4 Analyse statistique des données.....	97
3 Variation du nombre d'organes foliaires des axes en fonction de la position dans la couronne..	100
3.1 <i>Acacia mangium</i>	100
3.2 <i>Tectona grandis</i>	101
4 Longueur et surface foliaire individuelle et totale selon l'âge des arbres et la position dans la couronne.....	102
4.1 Longueur des feuilles.....	102
4.2 Surface foliaire individuelle selon l'âge et la position des axes dans la couronne	105
5 Orientation spatiale et géométrie des organes foliaires.....	107
5.1 Variations des angles foliaires et de l'orientation des feuilles selon l'âge des arbres, les catégories d'axe et l'environnement lumineux chez <i>Acacia mangium</i>	107
5.2 Variations des angles foliaires et de l'orientation des feuilles selon l'âge des arbres, les catégories d'axes et la longueur des entre-nœuds chez <i>Tectona grandis</i>	111
6 Variations des caractéristiques foliaires selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne et l'âge de la feuille.....	116
6.1 <i>Acacia mangium</i>	116
6.2 <i>Tectona grandis</i>	124
7 Corrélations entre les différentes variables étudiées	130
7.1 <i>Acacia mangium</i>	130
7.2 <i>Tectona grandis</i>	130
8 Synthèse des caractéristiques foliaires.....	131
8.1 Variation selon l'âge des feuilles.....	131
8.2 Variation selon la position dans la couronne.....	131
8.3 Variation selon l'âge des arbres.....	132
9 Comparaison des deux espèces	133
9.1 Nombre de feuilles, surface foliaire et angle foliaire.....	133
9.2 Caractéristiques foliaires	134
Chapitre 5 : Représentations tridimensionnelles de l'architecture des arbres et simulation du bilan radiatif dans les systèmes agroforestiers	136
1 Objectifs	136
2 Méthodes.....	137
2.1 Représentation 3D de l'architecture de l' <i>Acacia mangium</i> et de <i>Tectona grandis</i>	137
2.2 Simulation du bilan radiatif au sein de la parcelle.....	140
2.3 Quantification de la lumière interceptée à partir de photographies hémisphériques	142
3 Simulation de l'architecture en fonction de l'âge des arbres	144
3.1 <i>Acacia mangium</i>	144
3.2 <i>Tectona grandis</i>	145
4 Simulation du bilan radiatif dans une sous-parcelle	147
4.1 <i>Acacia mangium</i>	147
4.2 <i>Tectona grandis</i>	148
4.3 Evaluation de différents dispositifs de plantations	150
5 Synthèse et comparaison des 2 espèces	151
Chapitre 6 : Discussion générale.....	152
1 Modalités de croissance et de ramification	152
1.1 Croissance continue/rythmique et la ramification rythmique	152

1.2 Ramification à développement différé.....	155
1.3 Conclusion	157
2 Phase d'établissement	157
2.1 Evolution des entités caulinaires	157
2.2 Evolution de la forme des limbes	157
2.3 Evolution des caractéristiques foliaires	158
2.4 Conclusion	160
3 Gradient selon la position dans la couronne	160
3.1 Morphologie caulinaires.....	160
3.2 Morphologie et anatomie foliaire	161
3.3 Propriétés optiques foliaires	162
3.4 Biochimie foliaire	163
3.5 Fonctionnement foliaire.....	164
3.6 Conclusion	165
4 Gradient selon l'âge de la feuille	166
4.1 Morphologie et anatomie foliaires.....	166
4.2 Propriétés optiques foliaires	166
4.3 Biochimie foliaire	167
4.4 Fonctionnement foliaire.....	168
4.5 Conclusion	169
5 Stratégies d'interception de la lumière.....	169
5.1 Morphologie et architecture caulinaires	169
5.2 Taille et forme des organes foliaires.....	171
5.3 Disposition et angle foliaire.....	172
5.4 Protection.....	174
5.5 Conclusion	175
6 Variabilité de la transmission de la lumière sous les couronnes et pratiques agroforestières.....	176
6.1 Facteur « âge des arbres » chez l'Acacia.....	176
6.2 Facteurs « saison » et « orientation des lignes » chez le Teck.....	177
Conclusion générale et perspectives	179
Références bibliographiques	184
Annexes	195

Introduction générale

1 Contexte général de l'étude

L'agroforesterie correspond à un type de pratiques agricoles défini comme « la mise en valeur du sol avec une association simultanée ou séquentielle d'arbres et de cultures ou d'animaux, afin d'obtenir des produits et des services utiles à l'homme » (Torquebiau, 2000). La présence d'une composante arborée pérenne dans les associations agroforestières a des conséquences socio-économiques et écologiques importantes. Les arbres sont valorisés pour leurs productions (bois, nourriture, fourrage, médicaments...) et/ou pour leurs services (maintien de la fertilité des sols, lutte contre l'érosion, gestion de la biodiversité...).

L'agroforesterie est pratiquée traditionnellement par les agriculteurs à travers tout le Sud-Est Asiatique depuis des formes simples jusqu'à des formes complexes (Sanchez, 1995). Les systèmes agroforestiers « complexes » ont une physionomie typiquement forestière car ils sont constitués d'associations multistrates de plusieurs espèces arborées aux utilisations multiples et complémentaires (Michon *et al.*, 1995). Au contraire, les formes les plus simples sont des combinaisons d'arbres et de cultures dans lesquelles la composante arborée constitue l'étage supérieur recouvrant les cultures. Entre ces deux systèmes, simple et complexe, tout un continuum d'associations agroforestières ont été décrites et classifiées (Torquebiau, 2000; Torquebiau *et al.*, 2002).

En Indonésie, des espèces couramment plantées en monoculture à grande échelle se rencontrent de plus en plus fréquemment associées à une culture annuelle, formant ainsi des systèmes agroforestiers à deux strates : c'est le cas par exemple d'*Acacia mangium* et de *Tectona grandis*, plantés pour leur forte valeur commerciale ou écologique, en association avec divers types de cultures.

Des interactions aériennes et souterraines, positives ou négatives, s'établissent alors entre les deux espèces associées (Sanchez, 1995). Par exemple, l'azote fixé par la strate inférieure enrichit le sol et peut être utilisé par l'arbre ; l'arbre constitue un brise-vent qui peut être profitable pour la culture. Par ailleurs, la culture sous jacente, dont les racines sont plus proches de la surface, peut limiter l'alimentation hydrique de l'arbre en absorbant l'eau de pluie avant qu'elle ne parvienne aux racines de l'arbre ; l'arbre induit une variation du milieu en limitant, par exemple, le rayonnement disponible pour la strate inférieure.

Le projet SAFODS (Smallholder AgroForestry Options for Degraded Soils), auquel est rattaché ce travail de thèse, a pour objectif d'améliorer les connaissances sur ces interactions afin de concevoir des systèmes agroforestiers productifs et durables. Le modèle WaNuLCAS (Water, Nutrient and Light Capture in Agroforestry System) développé, par une des équipes du projet SAFODS permet d'explorer des interactions positives et négatives selon 3 facteurs clés de la dynamique végétale : l'eau, les nutriments et la lumière pour différentes combinaisons d'arbres, de cultures, de sol, de climat et de gestions (Van Noordwijk et Lusiana, 1999 ;2000). L'une des faiblesses de ce modèle est la prise en compte des interactions lumineuses dans l'espace et dans le temps dans ces systèmes hétérogènes. Ainsi, le travail de la thèse est centré sur les aspects d'interactions lumineuses dans les systèmes agroforestiers à deux strates.

Les relations de compétition pour la lumière constituent un des principaux facteurs limitant la croissance et/ou la production des différentes espèces du peuplement (Mialet-Serra *et al.*, 2001; Bellow et Nair, 2003). La distribution de la lumière sous les couronnes constitue un facteur clé pour le développement de la culture (Zhao *et al.*, 2003; Zomboudré *et al.*, 2005). Ainsi, la connaissance du climat radiatif d'un agrosystème et ses variations selon l'âge des arbres et la densité de plantation, est essentielle pour la gestion des systèmes agroforestiers. Il est alors nécessaire dans ces systèmes de prendre en compte non seulement l'hétérogénéité spatiale, dans ses trois dimensions mais aussi son évolution au cours du temps. La distribution de la lumière sous les couronnes doit être appréhendée en fonction de la dynamique de croissance de la strate arborée afin d'estimer la lumière disponible pour la culture associée à tout moment. Cette lumière disponible dépend de la quantité de lumière interceptée par les couronnes des arbres et par conséquent de l'architecture des espèces utilisées (Poorter, 2005).

2 Etat de l'art sur les déterminants structurels de l'interception lumineuse

Tous les phénomènes d'interception, tels que rayonnement, précipitation et dépôt atmosphérique, sont étroitement liés au degré de fermeture du couvert et à sa surface foliaire (Bréda *et al.*, 2002). Une description de la structure de la couronne est nécessaire pour prédire l'interception lumineuse et comprendre les stratégies adoptées par les plantes pour réguler l'interception (Barradas *et al.*, 1998).

2.1 Distribution spatiale des feuilles au sein de la couronne et sur les axes

La couronne des arbres se caractérise par une structure fortement organisée, ajustée vers une interception lumineuse efficace et un recouvrement des feuilles réduit. Les plantes situées dans un milieu peu lumineux ont une stratégie « uni-strate » : les feuilles sont disposées sur une seule strate et l'interception lumineuse est maximisée par un nombre réduit de larges feuilles horizontales et régulièrement distribuées (Horn, 1971). Les plantes qui se développent dans un milieu fortement éclairé adoptent au contraire une stratégie « multi-strates » en disposant leurs feuilles sur plusieurs couches.

D'après Chazdon (1985), la quantité de lumière interceptée par la couronne d'une plante est fonction non seulement de la distribution angulaire de l'intensité de la lumière (direction de la lumière) mais aussi de la distribution spatiale des feuilles au sein de la couronne. L'agencement de la surface foliaire totale de la couronne qui dépend de l'architecture du système aérien est déterminé par deux composantes :

- La quantité de surface foliaire contenue à l'intérieur d'un volume occupé par les feuilles définit la densité de surface foliaire. Pour caractériser la distribution spatiale de la surface foliaire, il est possible d'établir des profils verticaux ou horizontaux de la densité de surface foliaire (Thanisawanyangkura *et al.*, 1997) ;

- La position relative des feuilles les unes par rapport aux autres, en prenant en compte leur surface individuelle. Trois types de dispersion foliaire sont distingués : aléatoire, régulière et agrégée.

Au sein de la couronne, la distribution des feuilles dépend du nombre de branches (Niinemets *et al.*, 2004a), de la longueur et de l'inclinaison des branches (Niinemets *et al.*, 2004b) et de la longueur des entre-nœuds (Gielen *et al.*, 2002) qui déterminent la manière

dont la surface foliaire est étalée dans l'espace et dans le temps. Ainsi, plus les branches sont espacées meilleure est l'interception de la lumière diffuse pour les branches du dessous (Pearcy *et al.*, 2004). L'espacement des branches est dû non seulement à la longueur des entre-nœuds (plus l'entre-nœud est long, plus les branches sont espacées), à la phyllotaxie et aux modalités de ramification de l'espèce (Pearcy *et al.*, 2004).

Selon le type de croissance des axes, croissance continue ou croissance rythmique, les phénomènes d'auto-ombrage et d'interception lumineuse seront modifiés (Kikuzawa *et al.*, 1996). Dans le cas de la croissance rythmique, où toutes les feuilles d'une même unité de croissance se déploient en même temps, les phénomènes d'auto-ombrage sont importants. Dans ce cas, la position des feuilles sur l'axe, imposée par la phyllotaxie, a une importance fondamentale quant au degré de recouvrement des feuilles. L'interception lumineuse est plus élevée pour des pousses dont les feuilles s'organisent en phyllotaxie alterne spiralé en comparaison aux pousses en phyllotaxie opposée-décussée (Takenaka, 1994). Ces dernières interceptent 40 à 50 % moins de lumière que les feuilles réparties tout autour de la tige (Valladares et Brites, 2004). Si ces feuilles sont espacées d'un angle d'exactement $137^{\circ}30'28''$ alors aucune feuille ne se situerait exactement au-dessus d'une autre, ce qui diminue l'auto-ombrage entre les feuilles (Bell, 1991).

L'impact de la phyllotaxie sur l'interception lumineuse au niveau d'une pousse est d'autant plus fort que les entre-nœuds sont courts (Takenaka, 1994). Dans ce cas, la longueur des entre-nœuds influence le degré de recouvrement des feuilles (Niklas, 1988). Ainsi plus les entre-nœuds sont longs, plus la distance entre les feuilles est grande et plus l'interception lumineuse est élevée (Takenaka, 1994).

2.2 Modalités d'interception de la lumière à l'échelle de la feuille

La plasticité morphologique des feuilles peut compenser les patrons phyllotaxiques inefficaces, comme la disposition opposée-décussée par exemple (Niklas, 1988). Ainsi, la forme et la taille de la feuille, la longueur du pétiole, les angles foliaires sont autant de caractéristiques ayant une influence sur l'efficacité de l'interception lumineuse (Falster et Westoby, 2003; Valladares et Brites, 2004). L'étude comparative entre des feuilles situées à l'ombre et des feuilles situées à la lumière, par divers travaux, permet de mieux comprendre les modifications morphologiques, optiques, anatomiques et biochimiques en vue de maximiser l'interception de la lumière pour une efficacité photosynthétique optimale.

- Morphologie des organes foliaires

Diverses études ont montré que les feuilles, de différentes espèces, situées à l'ombre ont une surface foliaire plus importante que les feuilles situées au soleil (Planchais et Sinoquet, 1998; Farque *et al.*, 2001) et que ces dernières sont plus épaisses que les premières (Sims et Pearcy, 1992; Johnson *et al.*, 2005). La masse surfacique foliaire (LMA, Leaf Mass Area) et la densité de stomates par unité de surface sont plus élevées pour les feuilles situées au soleil (Roggy *et al.*, 2005).

Selon Takenaka (1994), pour des conditions optimales d'éclairement, des feuilles étroites contribuent à une meilleure efficacité de l'interception de la lumière en réduisant l'auto-ombrage non seulement au sein de l'orthostique mais aussi entre les orthostiques. Les feuilles lobées ou composées sont plus adaptées à un fort éclairage alors que dans des conditions de faible éclairage, les feuilles simples sont privilégiées (Niinemets, 1998b). Dans le genre *Psychotria*, Rubiaceae, (Percy *et al.*, 2004) ont montré que les limbes avec une base plus fine que la partie terminale avaient une efficacité d'interception plus élevée que les limbes avec une base large. Pour les limbes à base fine, la majorité de la surface foliaire est éloignée de l'axe porteur évitant ainsi les phénomènes d'agrégation. Ces modifications de forme et de taille foliaire se rencontrent également au sein d'une même couronne où l'environnement lumineux est hétérogène (Ashton *et al.*, 1998; Richardson *et al.*, 2000). Chez le chêne noir, les feuilles de la base de la couronne sont faiblement lobées tandis que les feuilles du sommet de l'arbre sont très fortement lobées (Horn, 1971). Entre ces deux formes extrêmes, un gradient morphologique de la forme des feuilles apparaît.

- Angles foliaires

L'orientation d'une feuille est donnée par la direction de la normale au plan de son limbe, c'est-à-dire par les angles d'inclinaison et d'azimut.

- L'inclinaison de la feuille α est l'angle formé entre la normale du limbe et l'axe vertical. Cet angle dépend de l'angle d'inclinaison de la nervure de la feuille et du roulis du limbe foliaire autour de la nervure. α varie généralement de 0° pour des feuilles horizontales à 90° pour des feuilles verticales.
- L'azimut de la feuille θ est l'angle formé par la projection de la normale du limbe sur un plan horizontal et l'axe de référence de ce plan. L'angle d'azimut varie de 0° à 360° .

L'inclinaison de la feuille dépend du stade de croissance et parfois même de l'heure de la journée. La distribution des angles foliaires – angle entre la verticale et la normale aux faces supérieures des feuilles – peut être caractérisée par un angle d'inclinaison moyen et par un azimuth moyen foliaire. Toutefois si les feuilles n'ont pas d'azimut préférentiel, alors la connaissance de l'inclinaison suffit souvent à décrire la fonction de distribution d'angles foliaires. Selon sa forme, on distingue 6 grands types de couverts végétaux (de Wit, 1965):

- planophile : les feuilles horizontales sont les plus fréquentes,
- érectophile : les feuilles dressées sont les plus fréquentes,
- plagiophile : les feuilles inclinées à 45° sont les plus fréquentes,
- extrémophile : les feuilles ont 2 inclinaisons possibles, horizontales et verticales,
- uniforme : la probabilité d'inclinaison des feuilles est la même quelque soit l'angle d'inclinaison considérée,
- sphérique : la fréquence d'occurrence des angles foliaires est égale à celle qu'auraient des feuilles placées à la surface d'une sphère.

Les différentes inclinaisons foliaires sont un critère important pour réduire les phénomènes d'ombrage d'une feuille sur l'autre (Niklas, 1988). Les feuilles situées au sommet de la couronne et en périphérie sont érigées par rapport aux feuilles situées dans la partie basale et interne de la couronne qui sont horizontales (Planchais et Sinoquet, 1998; Farque *et al.*, 2001; Falster et Westoby, 2003; Johnson *et al.*, 2005). Avec la réduction de la lumière, les angles foliaires sont modifiés pour que le limbe devienne horizontal et intercepte la lumière directe depuis la verticale. Les feuilles du sommet de la couronne quant à elles sont érigées permettant alors d'avoir une augmentation de la lumière transmise pour les feuilles du dessous (Pearcy et Yang, 1996). Un tel gradient d'angles foliaires au sein de la couronne améliore l'interception lumineuse pour la couronne entière. Ainsi, la disposition des feuilles est fortement affectée par l'environnement lumineux local.

L'inclinaison d'une feuille est aussi très liée à la longueur et à la rigidité du pétiole (Takenaka, 1994; Niinemets, 1998a). Le pétiole joue un double rôle : (i) il permet de moduler la distance entre l'axe porteur et le limbe et (ii) peut modifier l'angle du limbe (Niinemets *et al.*, 2004a). Un long pétiole éloignant le limbe de l'axe porteur diminue l'agrégation du feuillage et réduit les phénomènes d'auto-ombrage au sein de la pousse (Yamada *et al.*, 2000). Galvez et Pearcy (2003) montrent que les pétioles se plient et se tordent de façon à ce que les limbes aient le minimum de recouvrement. Par ailleurs, l'inclinaison du limbe par rapport au pétiole est fortement influencée par la taille et la forme

de la feuille (Niinements et Fleck, 2002a). En effet, les feuilles avec une base élargie et un apex étroit, comme le peuplier, présentent une inclinaison du limbe réduite car la majorité du poids du limbe est répartie dans la zone proximale (Niinements *et al.*, 2004a).

L'efficacité d'interception de la lumière et la réduction de l'auto-ombrage sont le résultat de modifications d'un certain nombre de facteurs à l'échelle de la couronne, des axes et des feuilles. Chaque plante utilise différentes stratégies pour minimiser l'auto-ombrage selon ces traits architecturaux (Sekimura, 1995). Selon l'arrangement des feuilles au sein de la couronne d'une plante, les caractéristiques structurelles et fonctionnelles des feuilles sont modifiées (Percy et Yang, 1996) afin de maximiser l'absorption de la lumière avec le minimum de coût de construction et de maintenance (Givnish, 1988).

- Variations des propriétés optiques des feuilles

L'interception de l'énergie lumineuse est un processus complexe qui dépend aussi des propriétés optiques des feuilles. A leur contact, les rayons incidents sont réfléchis en fonction de l'état de la surface de la feuille (rugosité, pilosité, cuticule cireuse,...) ou rediffusés après de multiples interactions au sein des tissus foliaires. Les parts relatives de l'énergie incidente absorbée, réfléchie et transmise par la feuille définissent ses propriétés optiques. Les feuilles absorbent plus de 80% de la lumière qu'elles reçoivent dans le domaine du visible (400 à 700 nm). Elles absorbent préférentiellement le bleu (300-550 nm) et le rouge clair (655-665 nm) et plus faiblement le jaune-vert (autour de 550 nm). Ce sont les pigments foliaires, situés dans les chloroplastes, dont les principaux sont la chlorophylle a, la chlorophylle b, les caroténoïdes ou les anthocyanes qui absorbent la lumière incidente pour une gamme de longueurs d'ondes différentes élargissant ainsi le spectre des couleurs qui alimentent la photosynthèse.

Les variations intra- et interspécifiques des propriétés optiques des feuilles s'expliquent par la structure anatomique des feuilles (Lee et Graham, 1986; Guyot, 1990; Poorter *et al.*, 1995; Lee *et al.*, 2000) et par les quantités de pigments foliaires tels que la chlorophylle (Datt, 1999; Carter et Spiering, 2002; Gitelson *et al.*, 2003), les caroténoïdes (Gitelson *et al.*, 2002; Merzlyak *et al.*, 2003) ou les anthocyanes (Neill et Gould, 1999).

La forme des parois cellulaires joue sur les valeurs d'absorbance, de transmittance et de réflectance (Vogelmann *et al.*, 1996). La présence d'une couche cireuse, l'épaisseur de la cuticule, la présence de trichomes, la couleur du limbe, sont autant d'éléments qui jouent un

rôle important sur la réflectance de la lumière (Baldini *et al.*, 1997). Ces différents éléments morphologiques et anatomiques sont responsables de l'asymétrie des propriétés optiques entre les faces des feuilles. La réflectance est plus importante au niveau de la face abaxiale si elle présente des poils ou des trichomes qui empêchent l'absorption de la lumière en comparaison à la face adaxiale qui absorbe plus de lumière grâce à la plus forte densité en chloroplastes dans le parenchyme palissadique (Guyot, 1990; Baldini *et al.*, 1997). La diffusion de la lumière se fait principalement au niveau du parenchyme lacuneux, le parenchyme palissadique n'a pas de rôle significatif (Guyot, 1990).

Les espèces d'ombre transmettent plus et réfléchissent moins que les espèces de lumière alors que l'absorption de la lumière dans le PAR est similaire (Lee et Graham, 1986). En effet, les feuilles fines (feuille d'ombre) ont des chloroplastes plus denses qui forment une couche continue permettant une meilleure absorption de la lumière (Lee *et al.*, 2000).

- Anatomie des organes foliaires

L'épaisseur du limbe varie fortement en fonction des conditions lumineuses. Ces variations d'épaisseur sont la conséquence de modifications de la structure de chacun des tissus constituant le limbe : cuticule, épiderme, parenchyme palissadique et lacuneux (Chazdon et Kaufmann, 1993; Lee *et al.*, 2000; Roggy *et al.*, 2005).

L'épaisseur plus élevée du parenchyme palissadique est due à une augmentation de la taille des cellules plutôt qu'à une augmentation de leur nombre (Rôças *et al.*, 1997; Uemura *et al.*, 2000). Pour certaines espèces caduques, la lumière de l'année précédente joue un rôle important sur la structure anatomique des feuilles, la lumière de l'année en cours ne fera que moduler cette structure par modification de la taille des cellules (Uemura *et al.*, 2000). Par contre chez le lierre (*Hedera helix* L.), espèce à feuillage persistant, les feuilles matures changent le nombre de cellules de parenchyme palissadique en réponse à la quantité de lumière de l'année (Bauer et Thoni, 1988 *In* Uemura *et al.*, 2000).

Des différents travaux réalisés il apparaît un fort pouvoir d'adaptation des feuilles au niveau structural (par des modifications de l'anatomie foliaire) non seulement selon les conditions lumineuses (Chazdon et Kaufmann, 1993; Aranda *et al.*, 2001; Hlwatika et Bhat, 2002) mais aussi selon des gradients environnementaux caractérisant les strates de la canopée (Yanez-Espinosa *et al.*, 2003). Ainsi, l'étude de la morphologie et de l'anatomie foliaire est pertinente pour rendre compte du milieu où se développe le végétal (Hlwatika et Bhat, 2002).

D'après Percy et Yang (1996), l'arrangement des feuilles dans la couronne d'une plante influence plusieurs aspects fonctionnels comme la photosynthèse, la transpiration et les

équilibres d'énergie au niveau de la feuille. En effet, selon la quantité de lumière interceptée et la structure anatomique et biochimique de la feuille son fonctionnement photosynthétique sera modulé (Roggy *et al.*, 2005). Des travaux soulignent que les capacités photosynthétiques des feuilles (A_{\max}) sont prédites de façon relativement précise par une combinaison de paramètres foliaires structuraux et biochimiques (Enriquez *et al.*, 1996; Reich *et al.*, 1999). A_{\max} est corrélé positivement avec les teneurs en chlorophylle et en azote foliaire (Evans, 1989; Garnier *et al.*, 1999).

3 Problématique de l'étude et choix des espèces

- *Problématique scientifique*

Dans les systèmes agroforestiers, où différentes espèces d'arbres sont associées à différentes espèces de culture, la forme de la couronne a une importance fondamentale sur le taux d'interception de la lumière et par conséquent sur la lumière disponible pour les cultures associées (Zomboudré *et al.*, 2005). L'occupation de l'espace par la couronne d'un arbre et son évolution dans le temps est le résultat de son architecture (Hallé *et al.*, 1978). Nous avons pu voir selon la théorie de Horn (1971) que les espèces héliophiles (stratégie de structure de couronne « multi-strates ») et sciaphiles (stratégie de structure de couronne « uni-strates ») ont des formes de couronne différentes afin d'optimiser l'interception lumineuse en fonction de leur environnement lumineux. Dans le cas d'espèces strictement héliophiles **quel est le rôle de leur architecture sur l'interception lumineuse ? Pour 2 espèces d'arbre ayant des modalités de croissance et de ramification différentes comment se traduisent les modalités d'interception de la lumière ?**

Nous venons de voir que de nombreux travaux soulignent une dichotomie forte entre feuilles de lumière et feuilles d'ombre via l'analyse de différentes caractéristiques morphologiques, anatomiques, optiques et biochimiques. Cependant, à l'échelle de la couronne, un gradient de lumière est mis en évidence entre les parties hautes et périphériques de la couronne qui sont plus éclairées comparées aux parties basses et centrales pour des arbres en plantation (Ashton *et al.*, 1998; Richardson *et al.*, 2000) ou solitaire (Baraldi *et al.*, 1994; Combes *et al.*, 2000). De ce fait, au sein de la couronne de l'arbre un microclimat lumineux apparaît. **Est-ce que les caractéristiques structurelles des axes et des feuilles rendent compte de ce microclimat lumineux ?**

D'autre part, au cours de la vie de l'arbre, une succession ordonnée de modifications morphologiques s'exprime à des niveaux d'organisation les plus élémentaires aux plus intégrateurs. Des gradients morphogénétiques induits par divers processus de différenciation reliés à la phase d'établissement, l'ordre de ramification ou le vieillissement par exemple sont identifiés dans la construction d'une plante et se traduisent par des modifications morphologiques et anatomiques des feuilles, des unités de croissance ou des axes (Barthélémy, 2003). **Ces modifications sont-elles également observées au niveau des propriétés géométriques, optiques ou biochimiques des feuilles ? S'expriment-elles de manière différente entre deux types d'organes assimilateurs : feuille et phyllode ? Quels sont les liens entre les caractéristiques foliaires et les descripteurs architecturaux ?**

Les variations des caractères structuraux des feuilles en fonction de l'âge de l'arbre, la position dans la couronne et l'âge de la feuille ont été analysées lors de nombreuses études mais dans la majorité des cas de manière indépendante. De part leur plasticité, les caractéristiques des feuilles sont des marqueurs pertinents de l'état de croissance des plantes et des indicateurs potentiels du fonctionnement via des relations structure – fonction établies par divers travaux de recherche cités dans la partie précédente. **Peuvent-elles conduire à une meilleure compréhension de l'édification de la couronne ? Et donc *in fine* de prévoir les capacités de développement de ces arbres ?**

- Problématique appliquée

De nombreuses études se sont intéressées à l'interception lumineuse à l'échelle de l'arbre et intra-arbre pour un âge donné (Sinoquet *et al.*, 2001; Parveaud *et al.*, 2003; Willaume *et al.*, 2004). Or, les aspects temporel et spatial sont essentiels à prendre en compte pour une meilleure gestion des systèmes agroforestiers (Meloni, 1996). La plupart des modèles intégrant l'interception lumineuse des couronnes sont statiques et ne prennent pas en compte la dynamique de développement des couronnes (Pearcy *et al.*, 2005). Quelques études sur le merisier (Meloni, 1996), le palmier à huile (El Houmaizi, 2002) ou le cocotier (Dauzat et Eroy, 1997; Mialet-Serra *et al.*, 2001; Lamanda, 2005) ont abordé ce problème. **Au cours de ce travail de thèse nous cherchons à savoir quelles sont les variabilités intra- et interspécifiques de la distribution du rayonnement transmis sous les couronnes à l'échelle d'une sous-parcelle en fonction de l'architecture des espèces et en fonction de l'âge des arbres ?**

- *Choix des espèces*

Pour répondre à ces problématiques, deux espèces, *Acacia mangium* Willd. (Mimosaceae) et *Tectona grandis* L. (Verbenaceae) ont été sélectionnées selon différents critères :

(i) ces deux espèces, couramment rencontrées en plantation industrielle, se retrouvent de plus en plus, en Indonésie, dans des systèmes agroforestiers à 2 strates. Le Teck a de forts intérêts économiques de part son bois précieux (Dupuy *et al.*, 1999) et l'Acacia de forts intérêt écologiques pour le contrôle et la réhabilitation des sites dégradés (Tuomela *et al.*, 1996; Otsamo, 2002) ;

(ii) ces deux espèces ont été choisies en fonction de leur architecture. Chez l'Acacia la croissance est continue et la ramification diffuse tandis que chez le Teck, la croissance et la ramification sont rythmiques ;

(iii) enfin, de façon à appréhender les modalités de l'interception lumineuse à l'échelle de la feuille, les deux espèces ont été choisies également pour la forme et la taille de leur organe foliaire. L'Acacia possède des phyllodes de petites tailles alors que le Teck est caractérisé par de grandes feuilles.

4 Objectifs de l'étude et choix méthodologique

Les objectifs de ce travail de thèse se présentent sous deux volets dont le point de départ est la description architecturale.

(i) Le premier volet correspond à la caractérisation des modalités d'interception de la lumière par les couronnes.

L'étude du développement architectural des deux espèces permettra non seulement de comprendre leur modalité de croissance et de ramification par le biais d'observations et de mesures mais aussi aura un rôle dans l'échantillonnage pour des mesures au niveau foliaire.

A partir de cette étape, la distribution des feuilles, les angles foliaires par rapport à l'axe porteur (insertion, roulis, azimuth) et la forme des feuilles (description tridimensionnelle) seront décrits, pour ces 2 espèces, selon l'âge des arbres, les catégories d'axes et l'âge des feuilles. Une analyse des structures foliaires au niveau morphologique, optique, biochimique et anatomique en fonction de l'âge des arbres, de la position dans la couronne et de l'âge de l'organe foliaire est réalisée afin de caractériser l'existence de gradients et de rendre compte de la différenciation des méristèmes au sein de la couronne.

Notre choix d'étude pour les caractéristiques des feuilles, basé sur des travaux antérieurs, concerne des traits structuraux ayant de fortes implications dans l'interception lumineuse. Ces traits structuraux sont organisés en 4 domaines : (i) les caractéristiques morphologiques des feuilles telles que surface foliaire, épaisseur du limbe, masse surfacique foliaire (LMA) et densité stomatique ; (ii) les propriétés optiques des feuilles précisant la part de lumière absorbée, réfléchie et transmise dans le domaine du visible ; (iii) les caractéristiques anatomiques correspondant à une décomposition de l'épaisseur totale de la feuille selon l'épaisseur de chaque tissu constituant le limbe et (iv) les caractéristiques biochimiques des feuilles avec le dosage des teneurs en pigments (chlorophylle et caroténoïdes), responsables de l'absorption de la lumière et les teneurs en azote foliaire indicateur du fonctionnement photosynthétique.

(ii) Le deuxième volet consiste à calculer la lumière transmise sous les couronnes des 2 espèces pour des âges différents et de tester différents dispositifs afin de proposer des plans d'aménagement des plantations agroforestières.

La démarche retenue pour caractériser le bilan radiatif sous les couronnes des arbres combine deux approches : (i) des mesures indirectes du rayonnement disponible sous le couvert par des photographies hémisphériques et (ii) des simulations avec la plate-forme Archimed comme outil d'évaluation de la répartition du rayonnement transmis sous les couronnes des arbres. Cette double approche permet de s'appuyer sur les situations existantes afin d'évaluer les simulations.

Le choix concernant les représentations tridimensionnelles des arbres est basé sur différents critères : (i) la représentation d'arbre de grande taille, (ii) la représentation pour des âges différents et (iii) l'utilisation de la plate-forme Archimed (simulation du bilan radiatif) nécessite un paramétrage détaillé des représentations tridimensionnelles. Ainsi, le logiciel AMAPsim qui permet non seulement de simuler des arbres de grandes tailles comme par exemple le palmier dattier (El Houmaizi et al., 2000), l'hévéa (Costes et de Reffye 1990) ou le pin d'Alep (Caraglio, non publié) mais aussi de simuler de manière stochastique la croissance des arbres a été privilégiée. Les mesures architecturales des axes ont été nécessaires pour paramétrer la topologie dans le logiciel AMAPsim via des lois mathématiques de croissance et de ramification et les mesures précises des angles foliaires ont permis de paramétrer le plus fidèlement possible la géométrie foliaire sous le logiciel AMAPsim.

Ce manuscrit s'articule en 6 chapitres :

- (1) le chapitre 1 présente les concepts méthodologiques concernant la quantification de la lumière sous les couronnes *in situ* et via les simulations ; définit les critères utilisés dans l'analyse morphologique et architecturale des plantes. Il introduit aussi de manière générale le concept de l'axe de référence, notion de base pour la simulation de la croissance des arbres ;
- (2) le chapitre 2 décrit l'utilité, l'écologie et la biologie des deux espèces choisies et les sites d'étude.

Les trois chapitres suivant sont organisés de manière semblable avec une introduction, une description des matériels et des méthodes, une présentation des résultats et une comparaison des deux espèces :

- (3) le chapitre 3 présente le développement architectural des deux espèces ainsi que la structure et la modélisation des différentes catégories d'axes ;
- (4) le quatrième chapitre aborde la répartition et la distribution des angles des organes foliaires au sein des couronnes et sur les axes avant de déterminer les caractéristiques foliaires ;
- (5) le chapitre 5 traite de la simulation de l'architecture des deux espèces en vue de simuler les transferts radiatifs pour différents dispositifs de plantations ;
- (6) enfin le dernier chapitre est consacré à la discussion et à la conclusion générale reprenant les principaux résultats de ce travail de thèse avant d'aborder les perspectives envisageables suite à ce travail.

Chapitre 1 : Concepts méthodologiques

Ce chapitre propose dans un premier temps de faire le tour des états de connaissance des différentes méthodes permettant de quantifier la lumière *in situ* et via la simulation sous les couronnes. Puis la définition et les concepts de l'analyse architecturale seront abordés avant d'introduire de manière générale le concept de l'axe de référence, notion de base pour la simulation de la croissance des arbres.

1 Quantification *in situ* de la lumière sous les couronnes des arbres

1.1 Caractéristiques de la lumière

Le rayonnement solaire s'étend sur une gamme de longueurs d'ondes variant entre 200 et 4000 nm. Ce spectre est divisé en 3 grands domaines : l'ultraviolet avec des ondes inférieures à 400 nm, le visible entre 400 et 700 nm et l'infra rouge au-delà de 700 nm. C'est dans le domaine du visible que se réalise la conversion photosynthétique par les plantes et celui-ci est couramment nommé PAR (Photosynthetically Active Radiation) ou PPFD (Photosynthetic Photon Flux Densities). Le rayonnement global arrivant sur un couvert végétal est égal à la somme des radiations provenant du soleil (lumière directe) et des rayonnements rediffusés par les particules en suspension dans l'atmosphère (lumière diffuse).

Les principales modifications de la composition spectrale du rayonnement solaire –qualité de la lumière– s'observent dans le couvert végétal. En effet, les rayons incidents sont d'abord interceptés puis rediffusés par les divers éléments qui composent la végétation (feuilles, tiges,...) et par le sol (Combes, 2002). De même, au sein du houppier d'un arbre isolé, des modifications spectrales ont lieu (Baraldi *et al.*, 1994; Combes *et al.*, 2000).

1.2 Quantification *in situ* de la lumière disponible

La lumière joue un rôle important dans le développement des plantes. Dans un but de quantifier au mieux la lumière, disponible sous la strate arborée ou la canopée, diverses méthodes ont été testées et comparées. Cinq méthodes indirectes permettant de caractériser l'environnement lumineux ont été comparées en milieu forestier de Guyane française (Ferment *et al.*, 2001). Ces 5 méthodes consistent en l'utilisation du LAI-2000 Plant Canopy Analyser permettant de mesurer les radiations diffuses sous 490 nm, d'un appareil de mesure

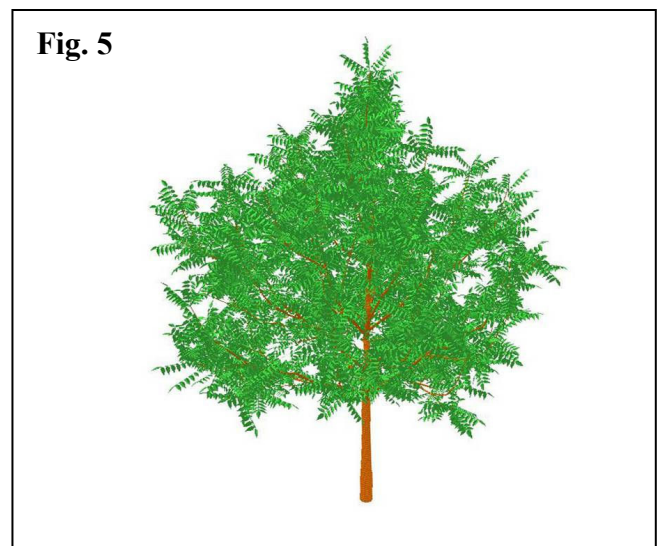
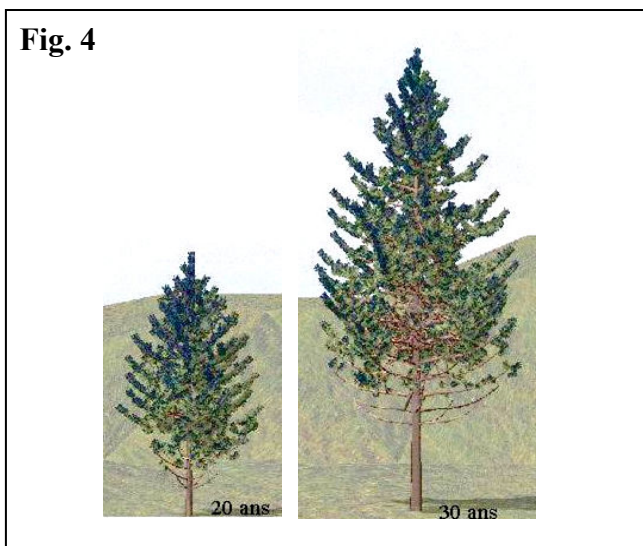
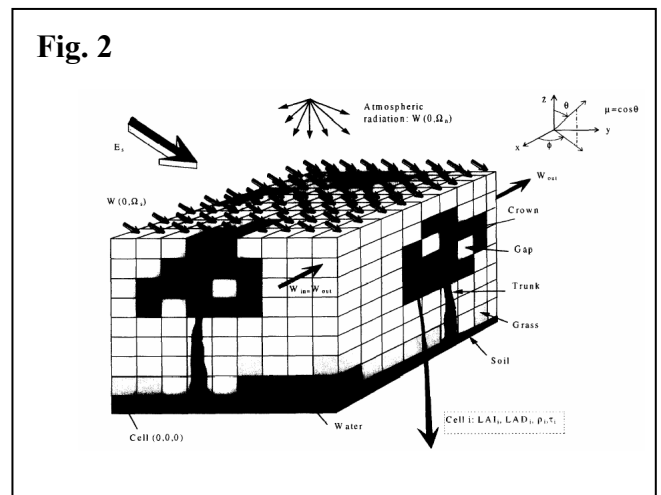
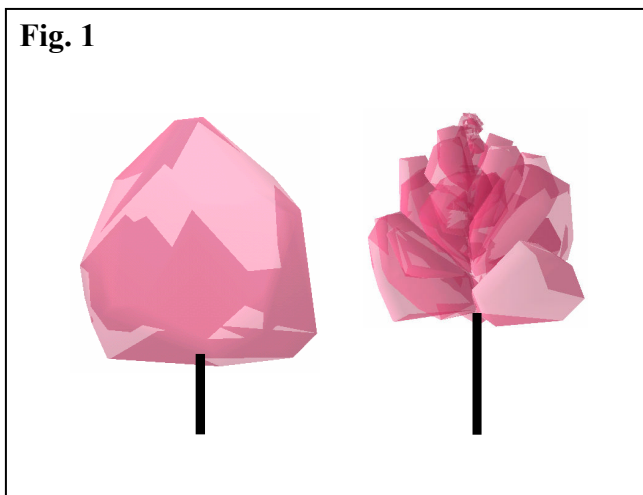


Planche 1-1 : Représentations tridimensionnelles des couverts par différentes méthodes.

Figure 1 : Représentations des couronnes par des modèles géométriques simples (d'après Boudon *et al.*, 2001).

Figure 2 : Représentation du couvert par des modèles mixtes où la végétation est subdivisée en cellules (d'après Gastellu-Etchegorry *et al.*, 1996).

Figure 3 : Exemples de structures arborescentes générées en utilisant le même L-system stochastique (d'après Pruzinkiewicz *et al.*, 1994).

Figure 4 : Représentations tridimensionnelles de *Pinus nigra* sous le logiciel stochastique AMAPsim (Caraglio, non publié).

Figure 5 : Représentation virtuelle d'un noyer hybride (*Juglans nigra* × *Juglans regia*) par digitalisation tridimensionnelle des axes et des feuilles (Parveaud *et al.*, 2003).

empirique du LAI dans la région du PAR (400-700 nm), de papiers diazo photosensibles dans le domaine du PAR, d'un densiomètre sphérique et des photos hémisphériques définissant tous deux le pourcentage de ciel. Une autre méthode consiste à calculer des estimations visuelles de l'ouverture de la canopée mais cette technique n'aurait pas des résultats aussi bons que celles des densiomètres ou des photos hémisphériques (Bellow et Nair, 2003). Les photos hémisphériques permettent de mieux appréhender les mesures de la lumière comparées aux densiomètres qui ne mesurent pas la totalité du ciel (Englund *et al.*, 2000).

Dans le cas de couverts homogènes, le PAR absorbé est estimé directement à partir de la mesure des rayonnements incidents et transmis au sol (Cannell *et al.*, 1998). Toutefois cette méthode n'est pas applicable dans le cas de peuplements irréguliers ou d'individus isolés, où la répartition de l'éclairement transmis au sol est fortement variable dans l'espace et dans le temps.

Même avec un grand nombre de mesures, il est difficile de réaliser des estimations du bilan radiatif fiables et continues dans l'espace et dans le temps. Dans ce cas, la lumière transmise sous les couronnes doit être quantifiée à l'aide de modèles de transferts radiatifs.

2 Méthodes d'estimation de la lumière transmise sous les couronnes des arbres

Il existe une grande quantité et diversité de modèles de bilan radiatif. Les méthodes de calculs de l'interception lumineuse sont très dépendantes de la façon dont est décrit le couvert végétal (pl. 1-1) et ses propriétés optiques.

2.1 Les modèles basés sur une approche « milieu diffusant » ou modèles discrets

Les modèles utilisant l'approche « milieu diffusant » (turbid medium) considèrent la canopée comme un milieu continu et homogène, où les éléments végétaux sont repartis uniformément au sein d'un volume selon des lois de distribution relatives à l'inclinaison et à la dispersion de la surface foliaire (Ross, 1981). L'atténuation de la lumière au cours de la traversée de ce volume suit une loi exponentielle. On la calcule avec la loi de Beer-Lambert :

$$I = I_0 \cdot e^{-kL} \quad (\text{Monsi et Saeki, 1953})$$

avec I le rayonnement direct, I_0 le rayonnement incident, k le coefficient d'extinction et L la densité de surface foliaire traversée par le rayon. Pour une direction donnée, l'atténuation de

la lumière suit une loi exponentielle, fonction de l'indice foliaire (LAI, *Leaf Area Index*) et de l'orientation des feuilles. Ces modèles à une dimension ne sont pas adaptés pour des couverts horizontaux ou verticaux hétérogènes ou discontinus (Sinoquet et Bonhomme, 1992; Casella et Ceulemans, 2002). Ils ont néanmoins été étendus aux systèmes agroforestiers à plusieurs espèces en découpant la végétation en zones homogènes (Rimington, 1984).

2.2 Modèles géométriques simples

Les plantes sont décrites comme des formes géométriques simples telles que des sphères, des cônes, des ellipsoïdes ou des trapézoïdes. Ces formes sont caractérisées par des équations paramétriques simples (Norman et Welles, 1983; Wang et Jarvis, 1990; Green *et al.*, 2003) ou plus complexes (Cescatti, 1997). La transmission du rayonnement à travers les formes géométriques simplifiées est décrite à partir de fonctions empiriques ou semi-empiriques. La réflexion, lorsqu'elle est prise en compte, est calculée au niveau de la surface de la forme géométrique, et non au niveau des feuilles puisqu'elles ne sont pas explicitement décrites. Il est possible, à partir de ces modèles, de calculer le rayonnement disponible pour une culture qui pousse sous un couvert arboré (Jackson, 1983). Le problème principal de ces modèles se pose lorsque les deux strates (arborée et herbacée) interfèrent dans l'espace. Dans ce cas, il est difficile de déterminer les caractéristiques de l'interception lumineuse dans la couche composée des deux types de feuillages.

2.3 Modèles mixtes

Ces modèles combinent l'utilisation de formes géométriques simples pour décrire la canopée et une description statistique de la distribution de la surface foliaire à l'intérieur de ces formes. Le couvert est représenté de différentes manières : par des formes géométriques simples, par des modèles discrets où la végétation est subdivisée en strates ou encore en cellules (Gastellu-Etcheberry *et al.*, 1996). Certains auteurs ont choisi de représenter le couvert comme un ensemble de formes géométriques par exemple des ellipsoïdes imbriqués ou un ensemble de cylindres.

La distance parcourue par un rayon est calculée géométriquement et l'atténuation de la lumière suit la loi de Beer-Lambert. Certains modèles discrets calculent les échanges radiatifs entre cellules, c'est-à-dire qu'ils prennent en compte les rediffusions multiples (Sinoquet, 2000).

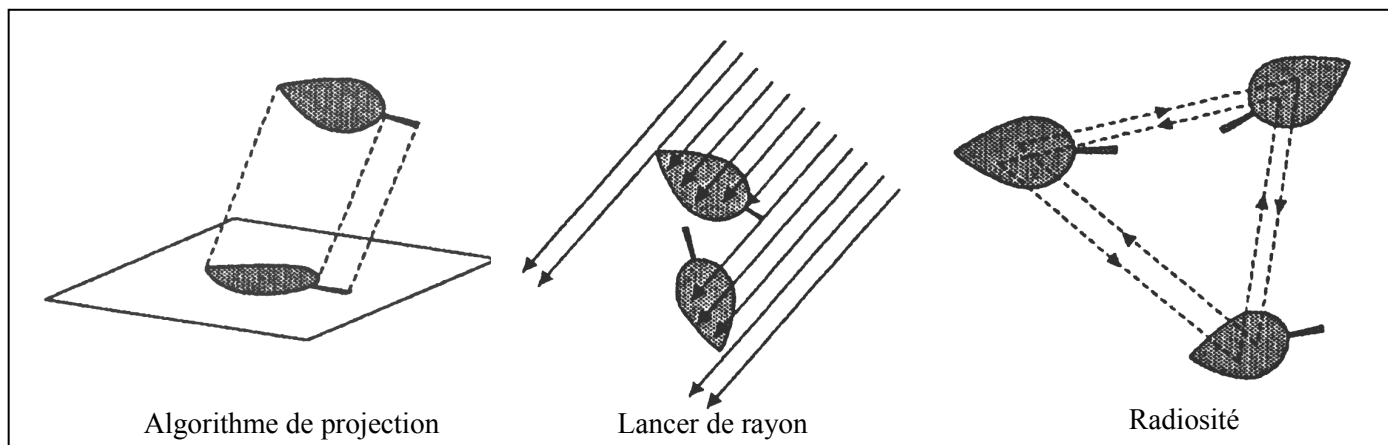


Planche 1-2 : Méthodes de calcul de l'interception lumineuse dans le cas de l'approche infographique.

2.4 Modèles infographiques

Dans cette approche, le couvert végétal est représenté à l'aide de représentations tridimensionnelles où chacune des entités végétales est décrite sous forme de primitives tridimensionnelles simples (polygone plan, cône, sphère,...). Ces dernières possèdent des propriétés optiques et sont agencées dans l'espace selon une position et une orientation de façon à représenter la scène dans son intégrité.

2.4.1 Représentation tridimensionnelle des arbres

Différents types de représentations du couvert sont possibles. Ils doivent être choisis en fonction de l'hétérogénéité du couvert et du niveau de précision que l'on se fixe. Les représentations tridimensionnelles de l'architecture des arbres peuvent s'obtenir (i) par simulation si l'on connaît les lois de croissance et de l'architecture de l'espèce étudiée ou (ii) par mesure directe des structures végétales.

(i) La simulation tridimensionnelle des arbres peut être construite par diverses méthodes telles que celles des L-System (Prusinkiewicz, 2004), des fractales (Chen *et al.*, 1994), ou des méthodes stochastiques (AMAPsim, Barczy *et al.*, 1997).

(ii) La description précise de la géométrie des plantes est obtenue par digitalisation tridimensionnelle. Les coordonnées spatiales de chaque élément sont mesurées pour un individu donné. Les informations géométriques sont mises en relation avec la topologie de l'individu étudié afin d'obtenir une représentation numérique tridimensionnelle (Sinoquet *et al.*, 1997; Godin *et al.*, 1999a; Parveaud *et al.*, 2003).

2.4.2 Méthodes de calcul de l'interception des rayons lumineux

Quelle que soit la méthode de construction des plantes tridimensionnelles, celles-ci permettent de calculer l'interception du rayonnement. Différents algorithmes de calcul existent (pl. 1-2) (Foley *et al.*, 1995):

(i) Les algorithmes de projection calculent l'image de la scène (composée d'une ou plusieurs plantes) depuis une source de lumière. Dans ce cas, chaque primitive constituant la scène est projetée sur un plan perpendiculaire à la direction des rayons lumineux. Cette méthode considère que chaque primitive absorbe la totalité du rayonnement incident qu'elle reçoit. On peut ainsi calculer le rayonnement incident transmis au sol ou l'interception du rayonnement incident pour une ou plusieurs directions données. Ces algorithmes sont peu coûteux en termes de temps de calcul et traitent des scènes complexes. Par contre, ils ne

prennent pas en compte les rediffusions au sein du couvert (les éléments foliaires sont considérés comme totalement absorbants). Cet algorithme peut être utilisé dans les modèles discrets (Sinoquet et Bonhomme, 1992) ainsi que dans les modèles géométriques.

(ii) La méthode du lancer de rayon stochastique (méthode de Monte Carlo) a l'avantage de prendre en compte les rediffusions multiples au sein du couvert. Des rayons sont envoyés sur la scène depuis une direction donnée, en fonction des primitives qu'ils interceptent, ceux-ci sont absorbés, transmis ou réfléchis. L'opération s'arrête lorsque les rayons sont complètement absorbés ou lorsqu'ils quittent la scène. Cette méthode permet une estimation des termes du bilan radiatif rigoureuse. Cependant, elle s'avère difficile à mettre en œuvre et coûteuse en terme de temps de calcul. Cette méthode n'est applicable que dans le cas des modèles surfaciques (Dauzat, 1994).

(iii) La méthode des radiosités consiste à évaluer les échanges radiatifs pour chacun des couples de primitives constituant la scène. Chaque organe est à la fois un émetteur et un récepteur de la lumière. Cette méthode permet de calculer les rediffusions dans le couvert mais n'autorise pas l'étude du rayonnement incident.

Les sorties de ces différents modèles permettent de nombreuses applications comme le calcul du rayonnement absorbé par les entités végétales (Dauzat, 1993; Sinoquet et Le Roux, 2000), la cartographie du rayonnement transmis au sol (Dauzat, 1993), de calculer la réflectance du couvert (Dauzat, 1993; Gastellu-Etchegorry *et al.*, 1996) ou de simuler des photos hémisphériques (Andrieu *et al.*, 1995).

Fig. 1

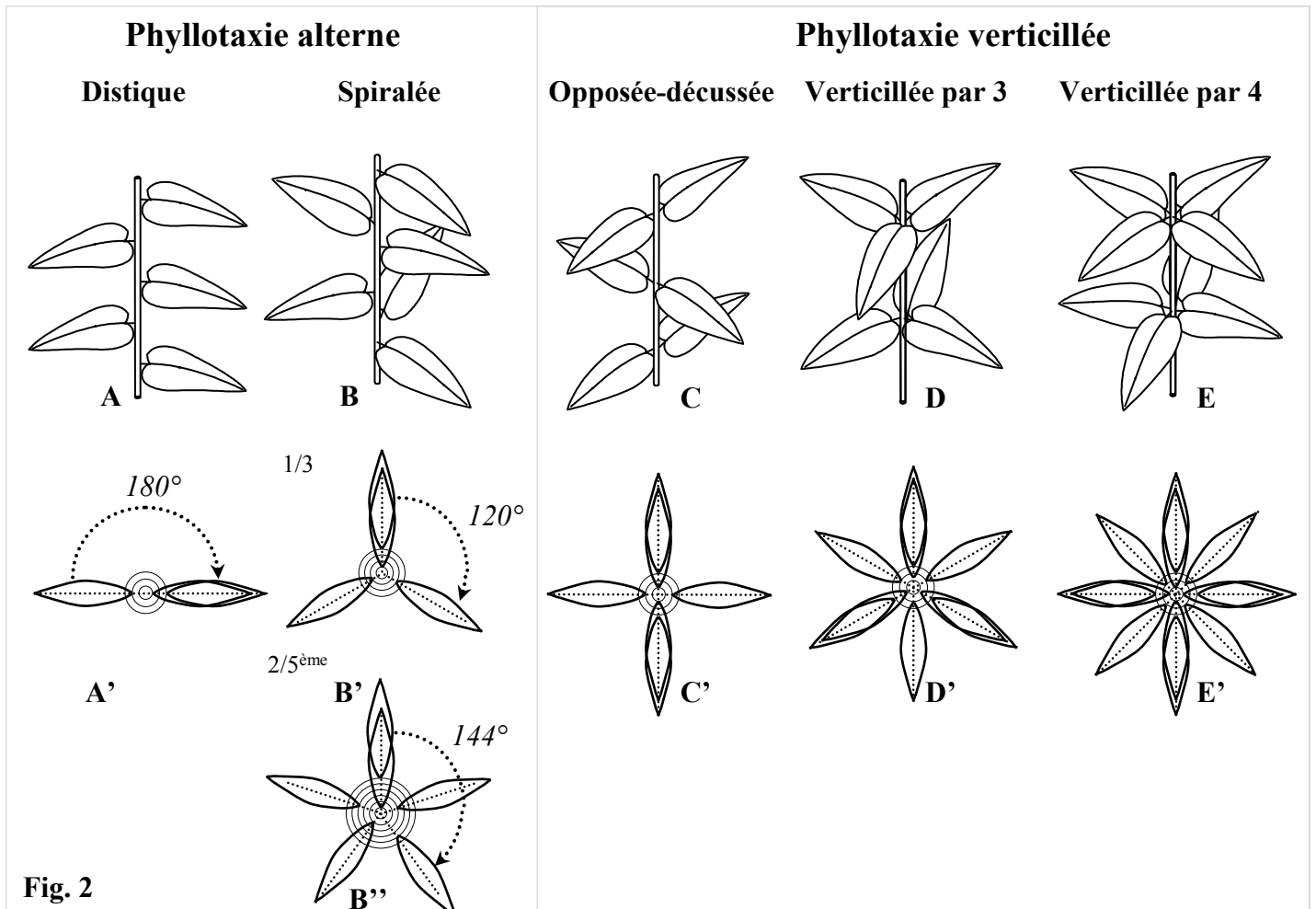
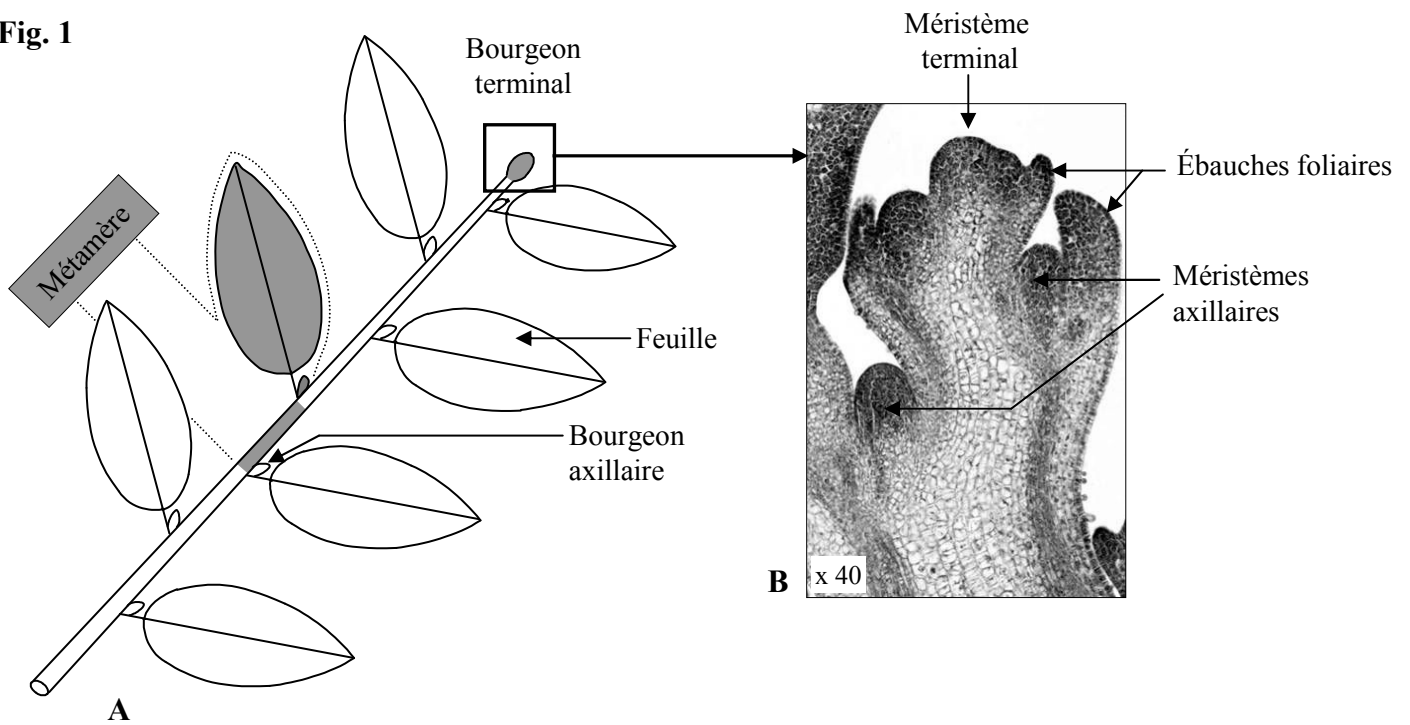


Fig. 2

Planche 1-3 : L'axe feuillé : méristème, métamère et phyllotaxie.

Figure 1: (A) Organisation générale de la tige en succession de métamères. (B) Détail d'un apex de *Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae (Photo : J. L. Bompar)

Figure 2: Les différents types de phyllotaxies. Représentation schématique d'une vue de profil (A, B, C, D, E) et d'une vue de dessus (A', B', B'', C', D', E') ou les différents orthostiques (directions possibles dans l'espace) sont représentés en pointillés pour une phyllotaxie donnée. (A, A') Phyllotaxie alterne distique. (B) Phyllotaxie alterne spiralee ; détail pour un indice phyllotaxique de $1/3$ (b') ou de $2/5^{\text{ème}}$ (B''). (C, C') Phyllotaxie opposée-décussée. (D, D') Phyllotaxie verticillée par 3. (E, E') Phyllotaxie verticillée par 4.

3 Définitions des termes relatifs à la croissance et à la ramification des végétaux vasculaires

Le développement d'une plante est le résultat de deux processus élémentaires, la croissance et la ramification, dont chacun correspond à une activité méristématique particulière. Nous présenterons ici brièvement quelques rappels sur les modalités d'expression de ces deux processus.

3.1 La croissance

La croissance primaire d'une tige est le résultat de deux mécanismes : l'« *organogenèse* » et l'« *allongement* » (Champagnat *et al.*, 1986). L'organogenèse se déroule à l'apex de la tige au niveau du méristème terminal (pl. 1-3, fig. 1B). Celui-ci est constitué de cellules à intense activité mitotique, et initie à sa base, de nouvelles portions de tige, et sur ses flancs des ébauches foliaires. A l'aisselle de chaque ébauche foliaire se trouve un petit massif de cellules indifférenciées ou « *primordium gemmaire* » qui évoluera par la suite en méristème latéral. Les méristèmes latéraux sont également qualifiés de méristèmes « *axillaires* » car ils se développent toujours à l'aisselle d'une feuille, celle-ci étant qualifiée de feuille « *axillante* ». L'unité de construction de base d'un axe est le métamère, qui correspond à l'ensemble formé par le nœud associé à la (à plusieurs) feuille(s), sa (ses) production(s) axillaire(s) et son entre-nœud sous-jacent (White, 1979) (pl. 1-3, fig. 1A). L'« *allongement* » d'une tige est la manifestation directement observable de la croissance primaire. Il est essentiellement le résultat d'un allongement cellulaire qui prend naissance un peu en arrière du dôme apical (Caraglio et Barthélémy, 1997).

La disposition des feuilles le long d'un axe correspond à la phyllotaxie. Lorsqu'une seule feuille est portée à chaque nœud, la phyllotaxie est qualifiée d'« *alterne* ». Dans ce cas, si les feuilles successives sont positionnées dans un même plan et qu'elles forment deux à deux un angle de 180°, la phyllotaxie est qualifiée d'« *alterne distique* » (pl. 1-3, fig. 2A). A l'inverse, si les feuilles sont disposées dans plusieurs directions autour de l'axe selon une spire virtuelle unique la phyllotaxie est qualifiée d'« *alterne spiralée* » (pl. 1-3, fig. 2B). Lorsque plusieurs feuilles sont insérées à un même nœud la phyllotaxie est qualifiée de « *verticillée* ». Un cas particulier de la phyllotaxie verticillée est la phyllotaxie « *opposée* » ou deux feuilles sont insérées à un même nœud (pl. 1-3, fig. 2C). Avant d'éventuelles torsions secondaires des entre-nœuds, les feuilles d'une paire donnée s'insèrent toujours dans un plan perpendiculaire à

Fig. 1

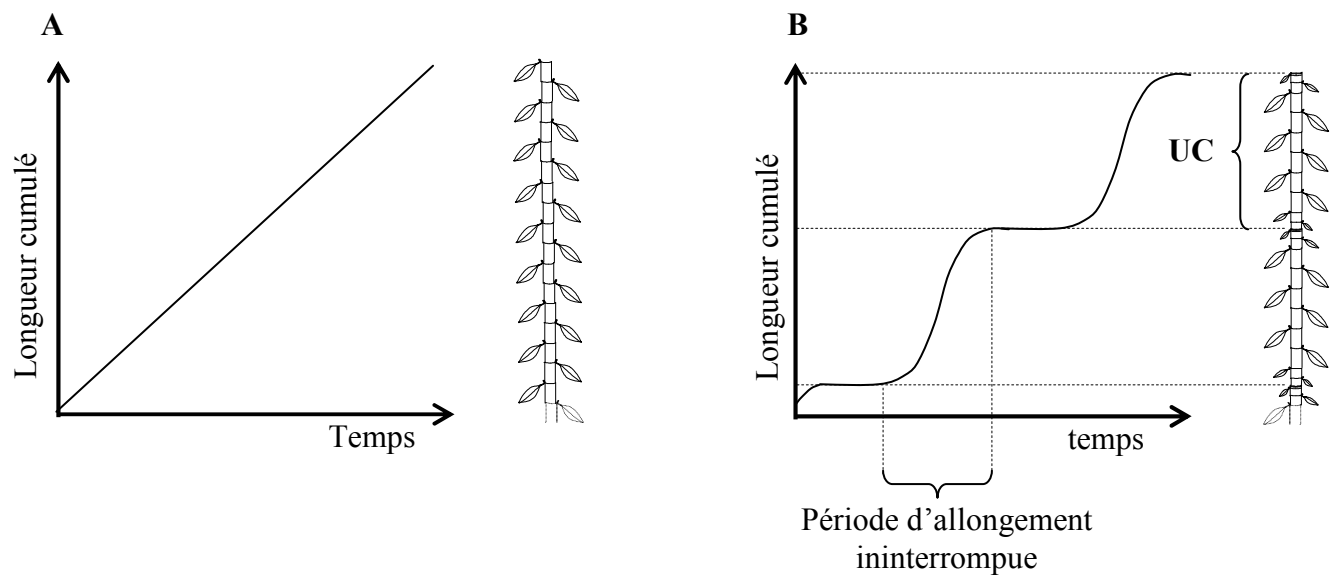


Fig. 2

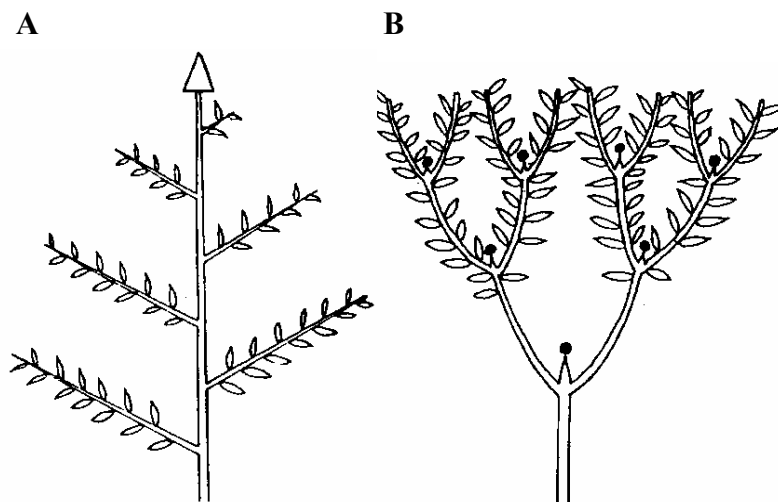


Planche 1-4 : Modes de croissance et de développement de l'axe feuillé

Figure 1: (A) Croissance continue ou (B) rythmique.

Figure 2: (A) Développement monopodial ou (B) sympodial.

celui formé par les feuilles du nœud précédent ou suivant et on parle ainsi de phyllotaxie « *opposée décussée* ». Le caractère décussé se vérifie également en phyllotaxie verticillée (plus de 2 feuilles par nœuds), chaque feuille d'un nœud donné se disposant dans la direction médiane à celle prise par les feuilles du nœud précédent ou suivant (pl. 1-3, fig. 2D, 2E). Les orthostiques correspondent aux directions possibles dans l'espace vers lesquelles sont disposées les feuilles. En phyllotaxie alterne distique il existe deux orthostiques formant un angle de 180° . En phyllotaxie spiralée le nombre d'orthostiques dépend de l'indice phyllotaxique. Ils sont au nombre de 3 si l'indice est de $1/3$ (après 3 feuilles et 1 spire autour de l'axe porteur, la quatrième feuille se situe dans la même direction que la première comme chez l'aulne par exemple) ou au nombre de 5 lorsque l'indice est $2/5^{\text{ème}}$ (pl. 1-3, respectivement B' et B''). Le nombre d'orthostiques est de 4 en phyllotaxie opposée décussée, 6 en phyllotaxie verticillée par 3, 8 en phyllotaxie verticillée par 4 (pl. 1-3, fig. 2).

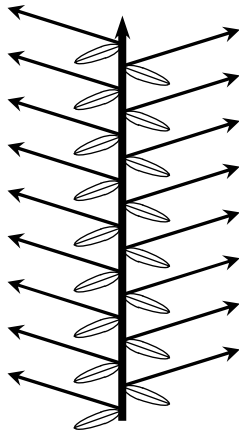
Lorsque le méristème terminal d'un axe feuillé se transforme à un moment de sa vie en une structure incapable de poursuivre un fonctionnement végétatif ultérieur (fleur, inflorescence, épine, vrille, tissus parenchymateux ...) ou lorsqu'il meurt (seul, avec l'ensemble des pièces du bourgeon ou avec la portion distale de l'axe qui le porte), on parle de croissance « *définie* ». Si le méristème garde la potentialité de fonctionner indéfiniment, on parle de croissance « *indéfinie* ».

Si aucune phase de repos prolongée n'est observée au cours de l'allongement de la tige alors la croissance est qualifiée de « *continue* », (pl. 1-4, fig. 1A). Au contraire, lorsque qu'une tige se met en place par une alternance de périodes d'allongement et de périodes de repos, la croissance est qualifiée de « *rythmique* », (pl. 1-4, fig. 1B). La portion de tige mise en place au cours d'une période d'allongement ininterrompue est appelée « *unité de croissance* » (UC) tandis que la portion de tige mise en place au cours d'une saison de végétation est appelée « *pousse annuelle* » (PA). Cette rythmicité temporelle se traduit souvent par une rythmicité structurelle et des marqueurs morphologiques ou macro-anatomiques permettent le plus souvent de repérer *a posteriori* les arrêts de croissance (cicatrices de cataphylles, diminution de la longueur des entre-nœuds, cernes de croissance, réduction du diamètre de la moelle, (Hallé *et al.*, 1978; Edelin, 1993; Heuret *et al.*, 2000).

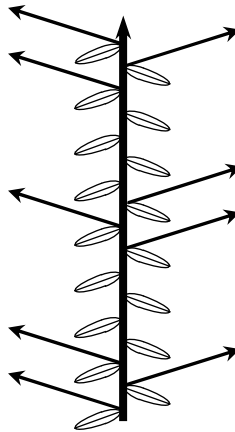
Fig. 1



A



B



C

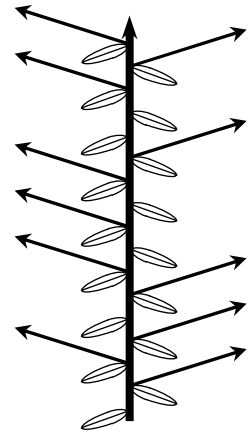
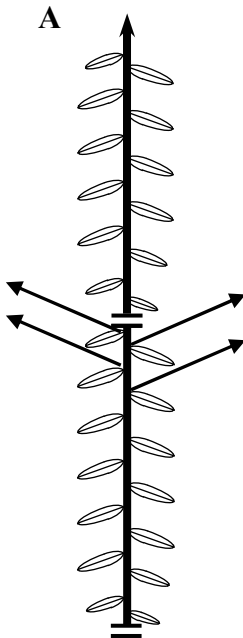
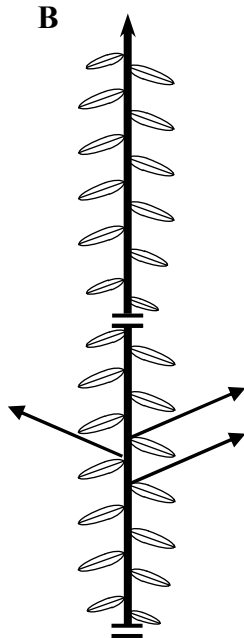


Fig. 2

A



B



C

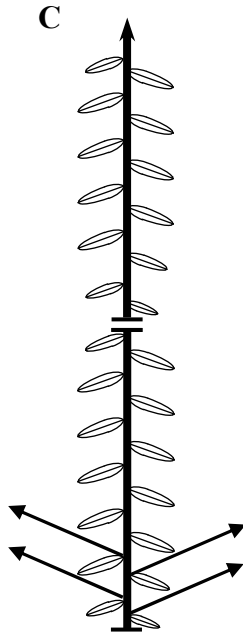
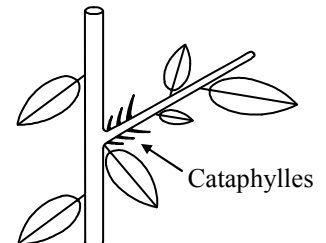


Fig. 3

A



B

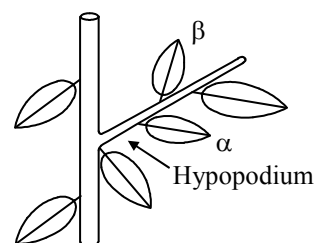


Planche 1-5 : La ramification dans le temps et dans l'espace

Figure 1: (A) ramification continue illustrée par *Goupia glabra* Aubl. (Celastraceae), (B) ramification rythmique illustrée par *Araucaria araucana* K. Koch (Araucariaceae) et (C) ramification diffuse illustrée par *Cupressus arizonica* Greene (Cupressaceae).

Figure 2: (A) position acrotone, (B) mésotone et (C) basitone des rameaux sur la pousse annuelle.

Figure 3: (A) Rameau à développement différé caractérisé par la présence d'entre-nœuds courts associés à des cataphylles à son insertion. (B) Rameau à développement immédiat caractérisé par la présence d'un premier entre-nœud long (hypopodium) et par des préfeuilles foliacées α et β .

3.2 La ramification

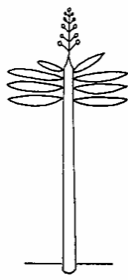
La ramification correspond à la production d'un axe feuillé par un autre ce qui amène naturellement à distinguer un axe porté d'un axe porteur. Dans certains cas, la ramification peut résulter de la division du méristème terminal en plusieurs parties, chacune édifiant un nouvel axe et ce processus est alors qualifié de « *ramification terminale* », (Gatin, 1924). La « *ramification latérale* » résulte du développement d'un méristème latéral qui édifie à son tour un axe feuillé.

La ramification « *monopodiale* » (Emberger, 1960) résulte de la croissance indéfinie du méristème apical. Dans ce cas, les rameaux latéraux se développent sans qu'il y ait arrêt définitif du fonctionnement de la tige principale qui reste ainsi dominante par rapport aux tiges latérales. L'ensemble ramifié qui en découle est qualifié de « *monopode* » (pl. 1-4, fig. 2A). La ramification « *sympodiale* » (Emberger, 1960) résulte de la croissance définie du méristème apical ou d'une perte de dominance de celui-ci au profit d'axes latéraux qualifiés d'« *axes relais* » ou module (pl. 1-4, fig. 2B).

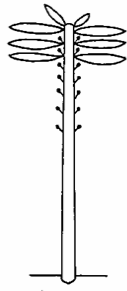
Quand tous les méristèmes axillaires d'une tige donnent naissance à un rameau, la ramification est dite « *continue* » (pl. 1-5, fig. 1A) ; quand les rameaux sont regroupés en étages distincts, la ramification est qualifiée de « *rythmique* » (pl. 1-5, fig. 1B) ; enfin lorsque la disposition des rameaux est différente des deux cas précédents et ne présente pas d'arrangement particulier, la ramification est qualifiée de « *diffuse* » (pl. 1-5, fig. 1C).

Les rameaux peuvent se développer préférentiellement en position apicale, médiane ou basale sur l'entité porteuse. Ces positions définissent respectivement les notions d'« *acrotonie* », de « *mésotonie* » et de « *basitonie* » (pl. 1-5, fig. 2). En règle générale, lorsque la répartition des rameaux est acrotone, les rameaux sont d'autant plus développés qu'ils sont insérés en position distale sur l'entité porteuse. Lorsque la répartition des rameaux est basitone, les rameaux sont d'autant plus développés qu'ils se trouvent en position proximale sur l'entité porteuse. Dans la mésotonie, ce sont le plus souvent les rameaux situés en position médiane qui sont les plus développés tandis que les rameaux situés de part et d'autre montrent une vigueur décroissante respectivement vers le haut ou le bas de l'entité porteuse.

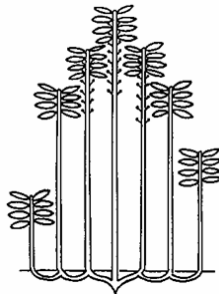
Le moment de développement d'un rameau latéral est qualifié de « *différé* » ou d'« *immédiat* », selon qu'il fait respectivement suite ou non à une phase de repos après l'initiation du méristème latéral par le méristème terminal. Les rameaux à développement immédiat se reconnaissent *a posteriori* par la présence d'un premier entre-nœud long (hypopodium), de préfeuilles à limbe assimilateur et par l'absence de cataphylles dans sa partie proximale (pl. 1-5, fig. 3).



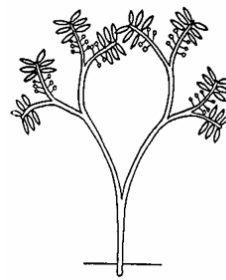
Modèle de
HOLTUM



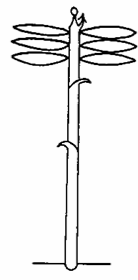
Modèle de
CORNER



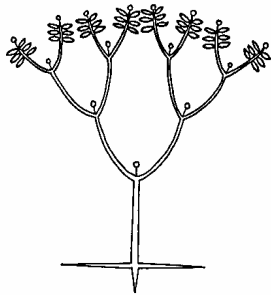
Modèle de
TOMLINSON



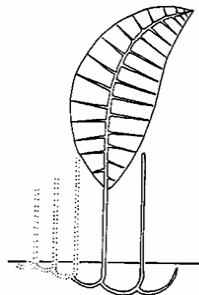
Modèle de
SCHOUTE



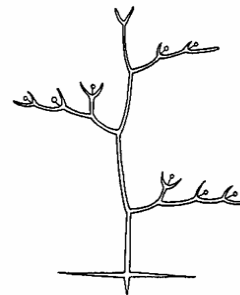
Modèle de
CHAMBERLAIN



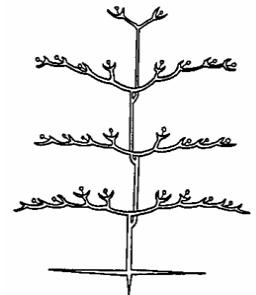
Modèle de
LEUWENBERG



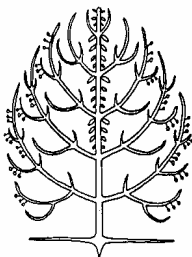
Modèle de
Mc CLURE



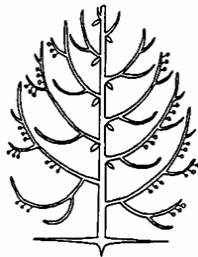
Modèle de
KORIBA



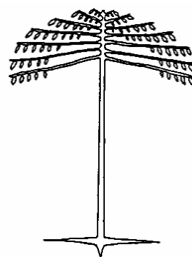
Modèle de
PREVOST



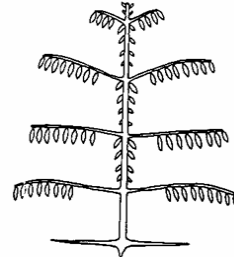
Modèle de
RAUH



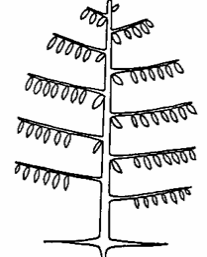
Modèle de
ATTIMS



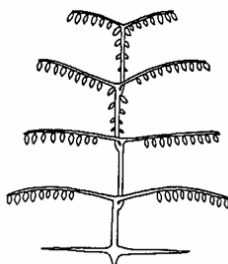
Modèle de
COOK



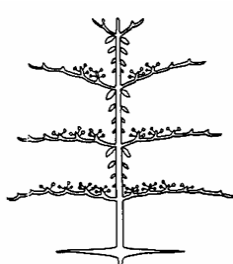
Modèle de
MASSART



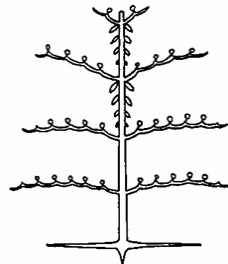
Modèle de
ROUX



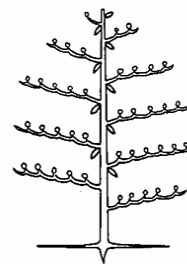
Modèle de
NOZERAN



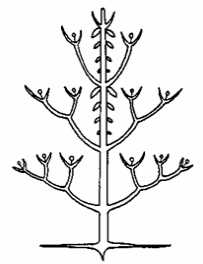
Modèle de
AUBREVILLE



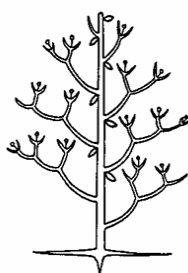
Modèle de
FAGERLIND



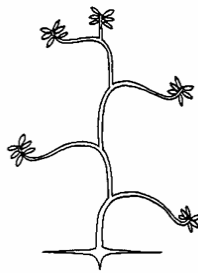
Modèle de
PETIT



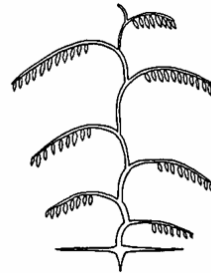
Modèle de
SCARRONE



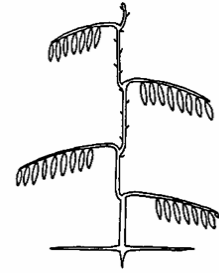
Modèle de
STONE



Modèle de
CHAMPAGNAT



Modèle de
TROLL



Modèle de
MANGENOT

4 Concepts d'architecture végétale

L'architecture d'une plante repose sur la nature et l'agencement relatif de chacune de ses parties ; elle correspond à l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu (Barthélémy, 1988). L'« *analyse architecturale* » repose sur l'étude de groupes d'individus d'âges différents situés dans des environnements variés. A partir de ces observations, l'analyse des caractères invariants permet de déduire la séquence de développement endogène de l'espèce et de comprendre de quelle manière cette séquence peut être modulée par l'influence du milieu. Depuis les premiers travaux initiés par Hallé et Oldeman (1970) de nombreux concepts ont été développés, traduisant des événements fondamentaux intervenant au cours du développement des plantes. Ces notions se retrouvant dans la littérature (Edelin, 1984; Barthélémy, 1988; Nicolini, 1997; Sabatier, 1999; Heuret *et al.*, 2002), cette partie a pour but de fournir un résumé non exhaustif des concepts majeurs auxquels nous ferons référence au cours de ce travail.

4.1 Le modèle architectural

En s'appuyant sur l'analyse architecturale, le concept de « *modèle architectural* » (Hallé et Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978) a, dans un premier temps, été établi à partir de l'observation de plantes de la forêt tropicale, puis a ensuite été étendu aux espèces d'autres régions bioclimatiques. Il correspond à la stratégie de croissance, de ramification et de floraison inhérente à l'espèce et représente l'expression de son programme de développement endogène. La typologie des modèles architecturaux repose sur l'observation de quatre groupes principaux de caractères morphologiques : la croissance (rythmique ou continue), la ramification (absente ou présente, monopodiale ou sympodiale, rythmique, continue ou diffuse), la direction de croissance des axes (axes orthotropes, plagiotropes ou mixtes) et la position de la sexualité (terminale ou latérale). Chaque modèle correspond à une combinaison particulière de ces caractères architecturaux : jusqu'à maintenant, 23 modèles ont été décrits pour l'ensemble du règne végétal (Hallé *et al.*, 1978) (pl. 1-6)

Fig. 1

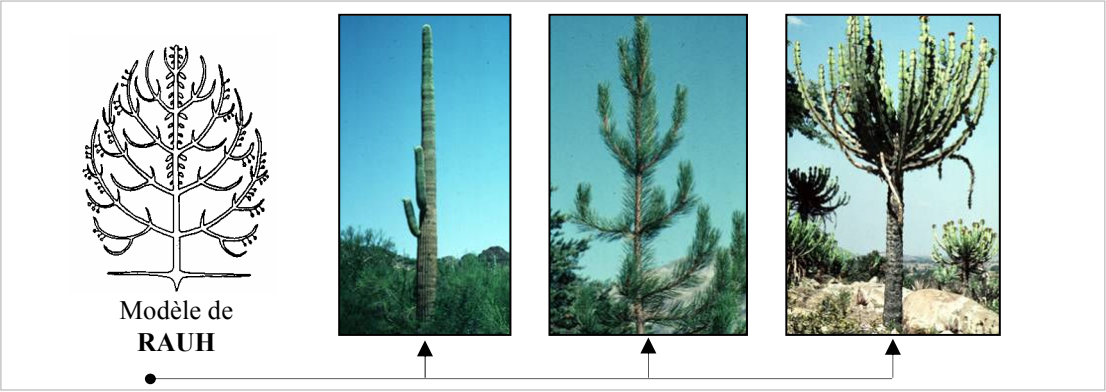


Fig. 2

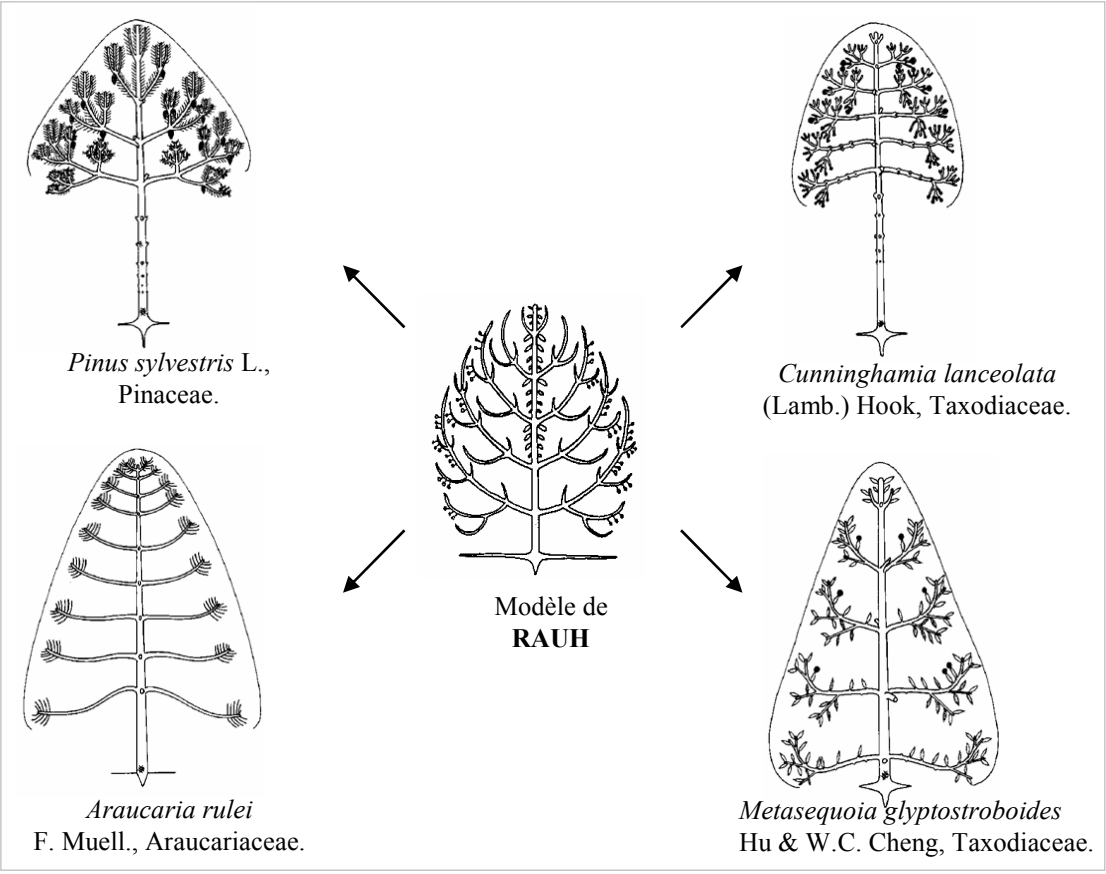


Fig. 3

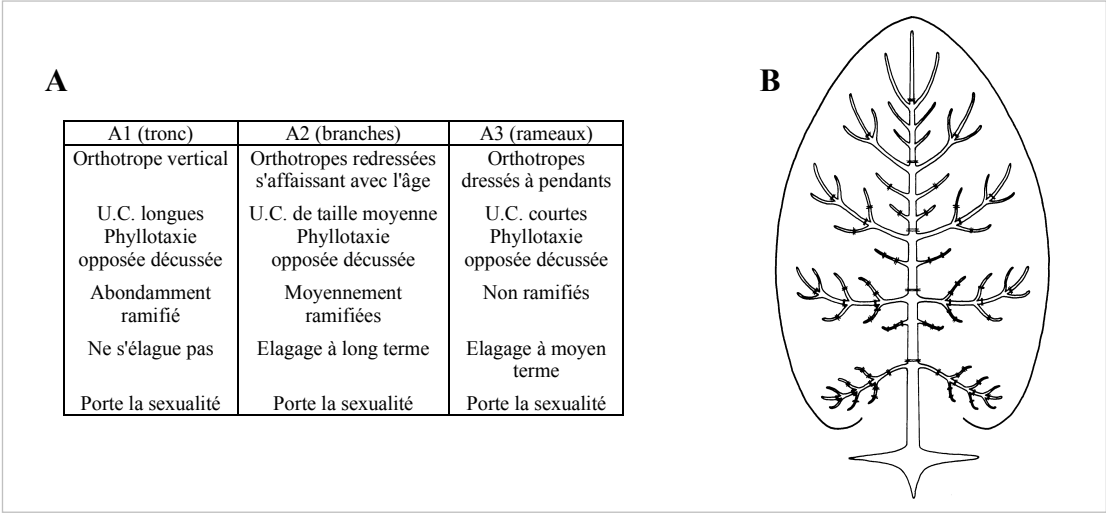


Planche 1-7 : L'unité architecturale.

Figure 1: Exemples de plantes conformant au modèle architectural de Rauh. (A) Le Saguaro, *Carnegiea gigantea* Britton & Rose (Cactaceae), (B) *Pinus nigra* Aiton (Pinaceae) et (C) *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae) ; (Photos : D. Barthélémy) expriment le modèle de Rauh d'une manière spécifique. La notion de modèle est alors trop générale pour qualifier l'architecture d'individus d'une espèce et de la différencier de celle d'individus d'autres espèces.

Figure 2: Autour du modèle architectural de Rauh, 4 espèces de conifères conformes au modèle expriment leurs propres potentialités ; celles-ci définissent une organisation spécifique qui correspond à l'unité architecturale (d'après Edelin, 1977).

Figure 3: L'unité architecturale du Frêne commun, *Fraxinus excelsior* L., Oleaceae (d'après Barthélémy et al., 1997). (A) Tableau et (B) schéma récapitulatifs des caractéristiques des différentes catégories d'axes de l'espèce.

4.2 L'unité architecturale

Le modèle architectural représente une stratégie globale de la plante mais s'appuie sur des caractères trop généraux pour qualifier l'architecture d'une espèce et la différencier de celle d'individus d'autres espèces. Par exemple, bien qu'un Saguaro (*Carnegiea sp.*), qu'un pin ou qu'une Euphorbe cactiforme se développent selon le modèle architectural de Rauh, chacun exprime le modèle d'une manière spécifique (pl. 1-7, fig. 1). Confronté au problème lors d'une étude sur l'architecture de divers conifères, Edelin (1977) établit une typologie des différentes catégories d'axes végétatifs aux propriétés morphologiques homogènes au sein du système aérien ramifié qu'il appelle « *diagramme architectural* » (pl. 1-7, fig. 2). Ce concept fut repris plus tard sous le nom d'« *unité architecturale* » (Barthélémy *et al.*, 1989) et repose sur les principes suivants : l'architecture d'une plante peut être considérée comme un système ramifié hiérarchique dans lequel les axes peuvent être groupés en catégories selon leurs caractéristiques morphologiques et fonctionnelles. Pour chaque espèce, le nombre de catégories d'axes est fini. L'unité architecturale correspond à un stade précis du développement des individus d'une même espèce où toutes les catégories d'axes sont exprimées. Le résultat peut être résumé dans un tableau accompagné d'un diagramme (pl. 1-7, fig. 3). Les différences entre espèces résultent du nombre, de la nature et de la position relative des différentes catégories d'axes identifiées.

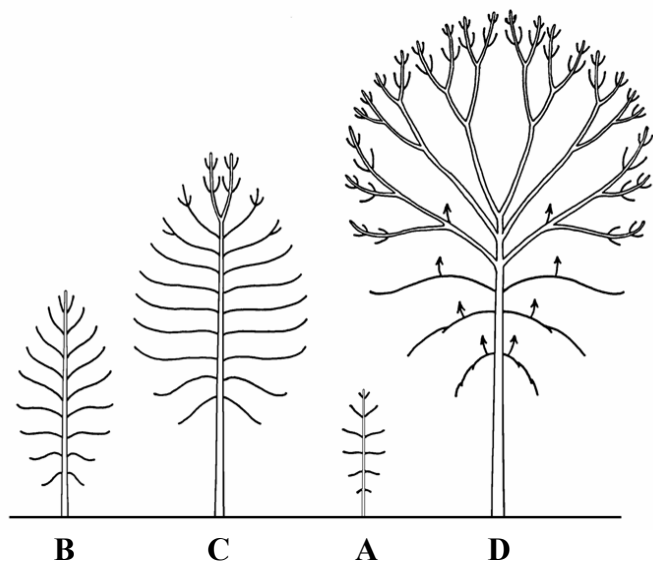
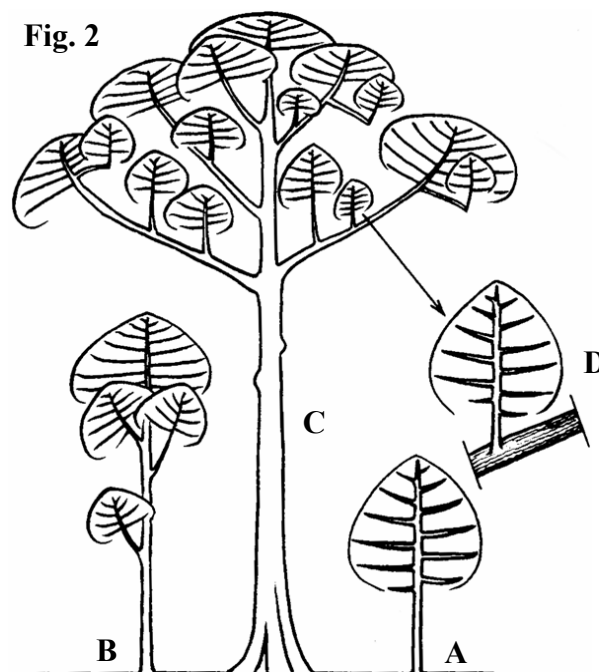
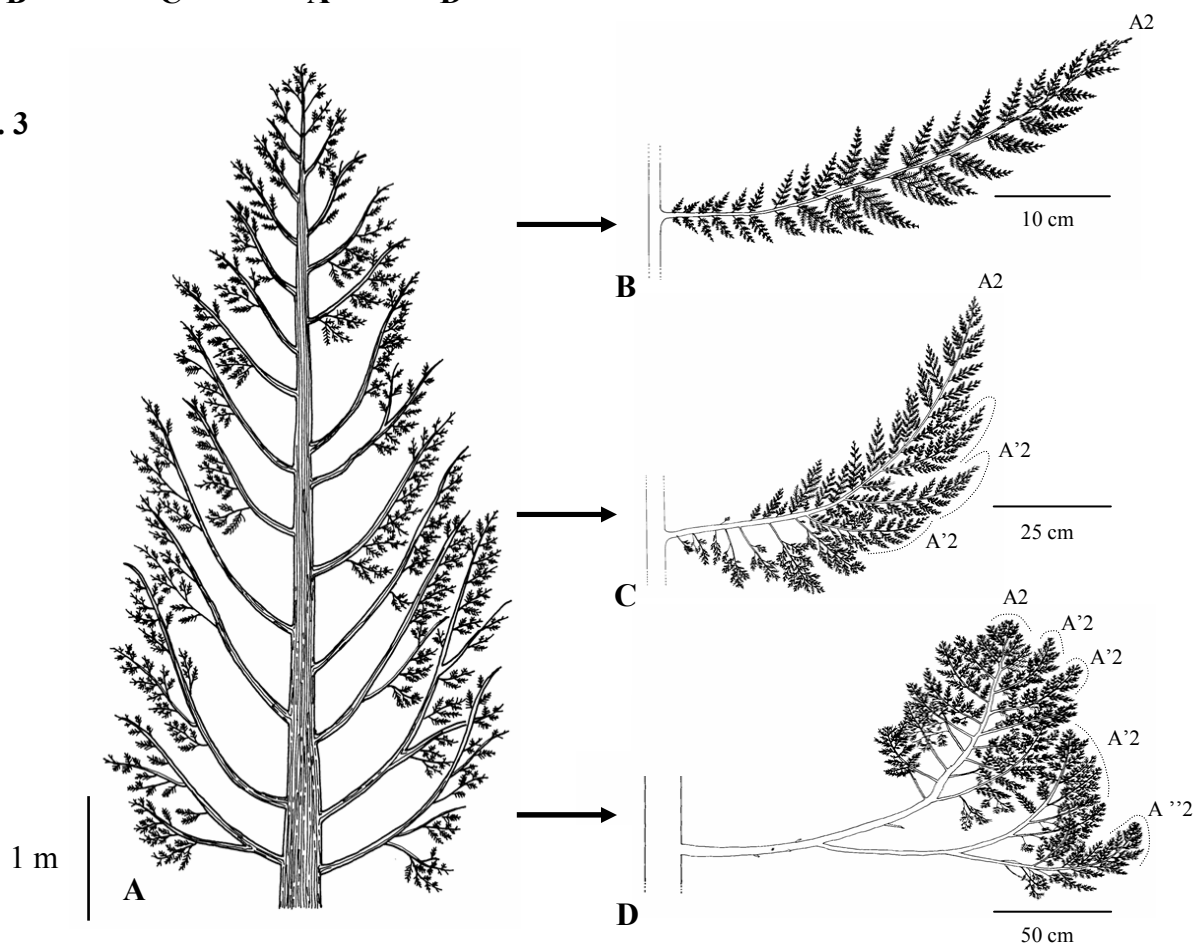
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Planche 1-8 : La réitération.**

Figure 1: Séquence de développement du Frêne commun, *Fraxinus excelsior* L., Oleaceae (d'après Barthélémy *et al.*, 1997). (A) le jeune arbre ; (B) l'arbre conforme à son unité architecturale ; (C) l'arbre et la mise en place de la cime par réitération immédiate et séquentielle, (D) l'arbre adulte et la diminution de taille des complexes réitérés successifs dans la cime. Les axes ultimes ne sont pas représentés.

Figure 2: Séquence de développement de *Shorea stenoptera* Burck, Dipterocarpaceae (d'après Hallé, 1999). (A) stade de l'unité architecturale, (B) édification de la cime par réitération (réitération différée séquentielle), (C) l'arbre adulte peut être considéré comme une colonie de complexes réitérés. Un complexe réitéré (D) est similaire à la jeune plante (A).

Figure 3: Réitération immédiate séquentielle et partielle chez le cyprès de la cordillère, *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin & Boutelje, Cupressaceae (d'après Grosfeld, 2001). (A) arbre réitéré de 40 ans ; (B) détail d'une branche située en position distale et constituée de 4 ordres de ramification ; (C) détail d'une branche située en position médiane avec des réitérations partielles d'ordre 2 (les A2 sont dupliqués en A'2) ; (D) détail d'un rameau situé en position basse avec des réitérations partielles successives de second ordre.

4.3 La réitération

Certaines plantes peuvent rester conformes à leur unité architecturale durant toute leur vie tandis que d'autres peuvent paraître plus complexes et beaucoup plus ramifiées. Dans ces cas là, une analyse minutieuse révèle que cette complexité ne provient pas de l'apparition de nouvelles catégories d'axes, mais d'une duplication des catégories d'axes déjà existantes. Cette duplication de tout ou partie de l'architecture de l'arbre a été appelée « *réitération* » par (Oldeman, 1974) et la partie dupliquée est appelée « *complexe réitéré* » (Hallé *et al.*, 1978), (pl. 1-8). La réitération est respectivement qualifiée de « *totale* » ou « *partielle* » si c'est respectivement la totalité ou seulement une partie de l'unité architecturale qui est dupliquée. La réitération qui résulte du développement d'un bourgeon latent est qualifiée de « *différée* » tandis que la réitération qui se met en place à partir d'un méristème déjà existant et fonctionnel est qualifiée d'« *immédiate* ». On distingue également différents types de réitération en fonction de leur déterminisme supposé. La réitération « *traumatique* » correspond au développement d'un complexe réitéré à la suite d'un traumatisme subi par la plante ce qui permet à l'arbre de "régénérer" la partie blessée (Hallé *et al.*, 1978; Edelin, 1984). La réitération « *adaptative* » désigne tout type de réitération occasionnelle résultant d'une réaction de la plante à des modifications des conditions du milieu. A l'opposé de ces deux types de réitération plutôt opportunistes, la réitération « *séquentielle* » définit un phénomène inéluctable s'exprimant de façon automatique au cours du développement de tous les individus (Edelin, 1984; Drénou, 1994; Nicolini, 1997). Dans ce cas, elle est totalement intégrée à la séquence de développement de la plante (pl. 1-8, fig. 1).

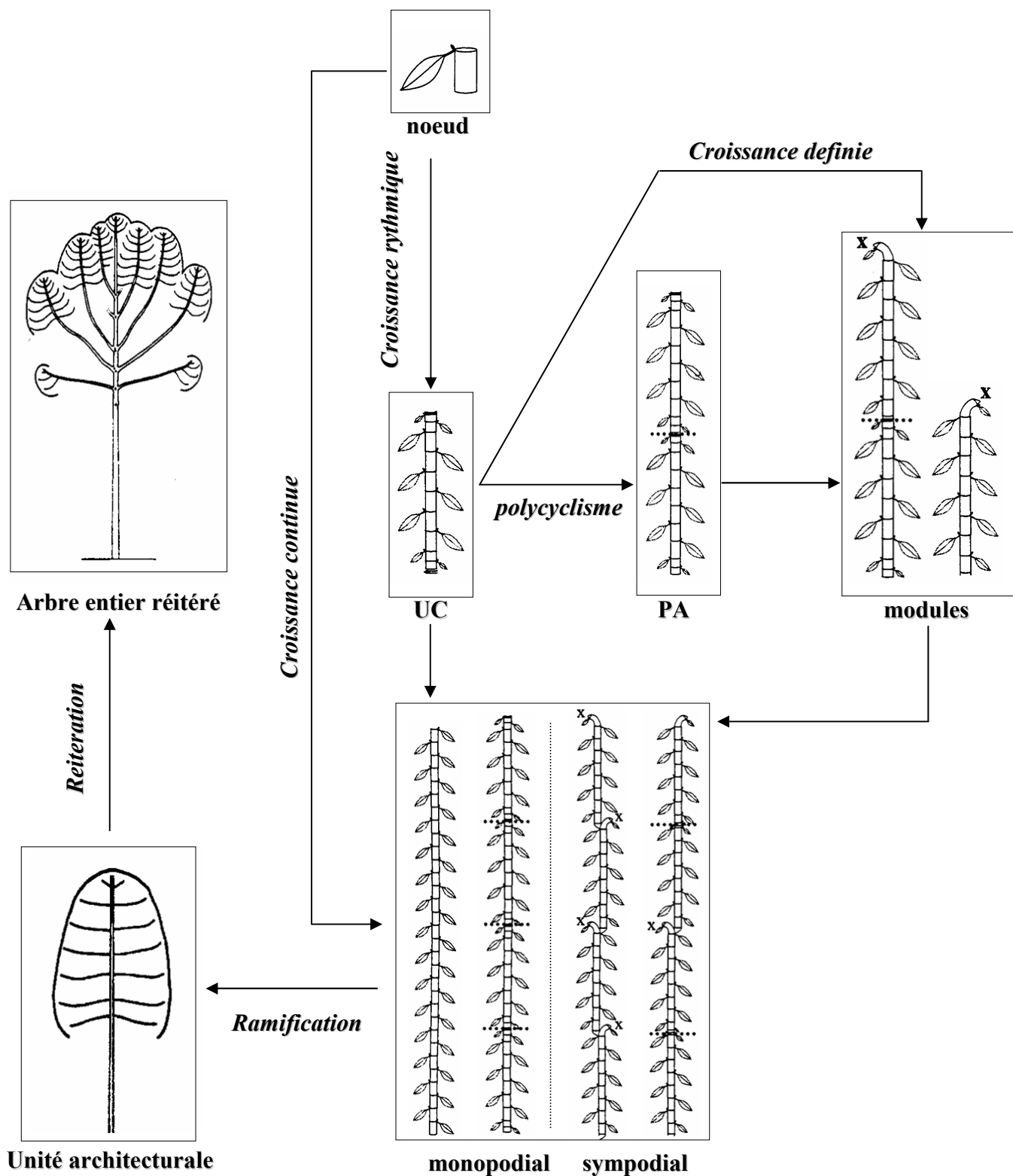


Planche 1-9 : Niveaux d'organisation et phénomènes de répétition chez les phanérogames.

Les niveaux d'organisation sont le métamère, l'unité de croissance, la pousse annuelle, le module, l'axe, l'unité architecturale et l'arbre entier. Les phénomènes de répétition sont la croissance, la ramification, et la réitération. UC = unité de croissance, PA = pousse annuelle.

4.4 Niveaux d'organisation

Le développement d'une plante est assuré par les processus de croissance, de ramification et de réitération qui conduisent à la duplication de structures botaniques élémentaires. Le nombre de ces entités botaniques est réduit et on distingue couramment, du plus simple au plus complexe : le métamère, l'unité de croissance, la pousse annuelle, le module, l'axe, l'unité architecturale, l'arbre entier qui traduisent autant de niveaux d'organisations emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy, 1991) (pl. 1-9).

La présence de ces différents niveaux d'organisation dépend du mode du développement de la plante. L'arbre entier peut correspondre à l'unité architecturale en l'absence de réitération dans le cas d'un sapin ou bien être considéré comme une colonie de complexes réitérés chez le chêne adulte où la réitération est séquentielle. Un axe peut être constitué d'une succession de modules dans le cas d'une croissance définie, d'une succession de pousses annuelles ou d'unités de croissance si la croissance est indéfinie et rythmique (avec respectivement une référence ou non à un pas de temps annuel comme dans les régions tempérées par exemple), ou d'une succession de métamères si la croissance est continue et indéfinie.

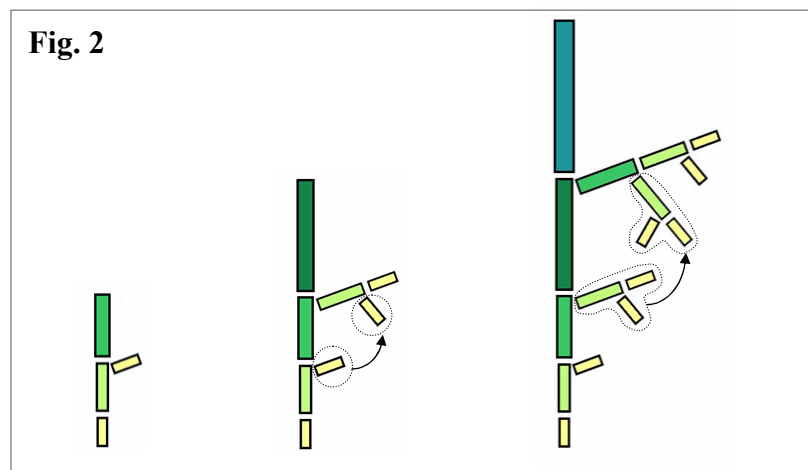
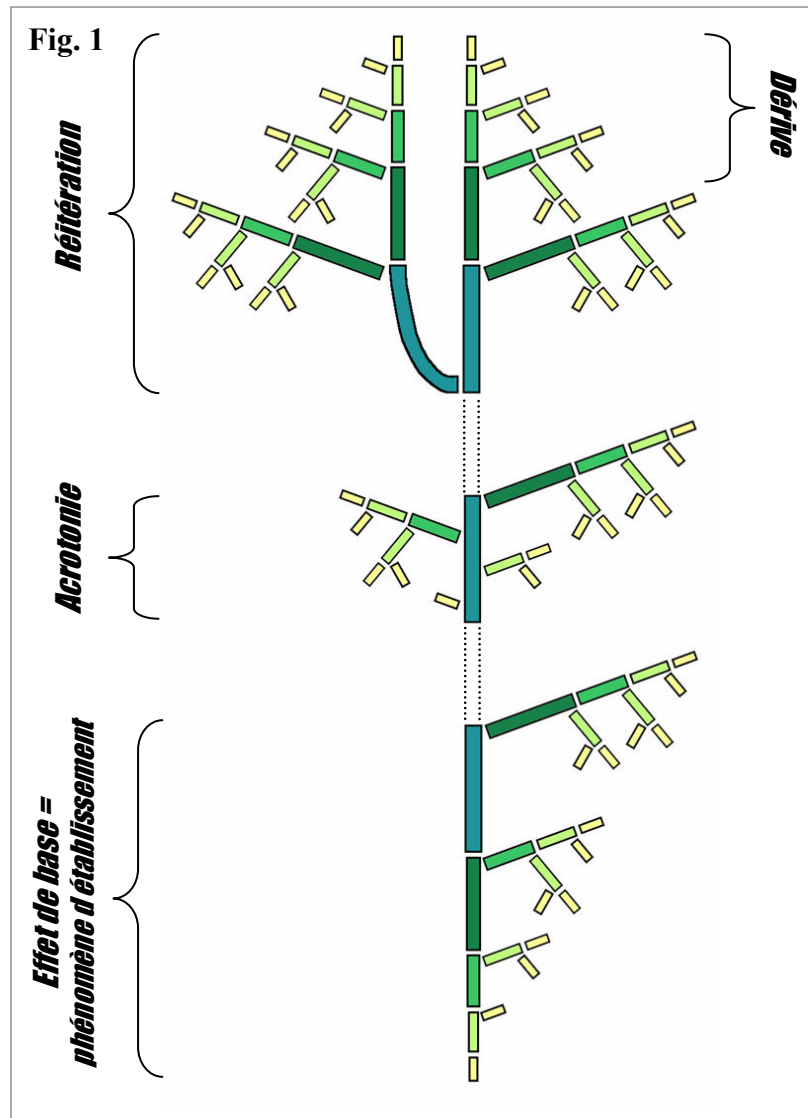


Planche 1-10 : Les gradients morphogénétiques.

Figure 1: Représentation théorique de la répartition d'entités botaniques ayant les mêmes caractéristiques morphologiques en fonction de quatre gradients morphogénétiques : l'effet de base, l'acrotonie, la réitération et la dérive (d'après Barthélémy *et al.*, 1997). Chaque rectangle correspond à une entité. Les entités de la même couleur et de même taille possèdent des caractéristiques morphologiques équivalentes.

Figure 2: Le développement par intercalation (Edelin, 1977). La morphogenèse du système ramifié se fait par intercalation de nouvelles structure au cœur même de son architecture. Les première structures apparues sur le tronc sont ainsi « repoussées » à la périphérie sur les branches suivantes.

4.5 Gradients morphogénétiques

Les caractéristiques des entités botaniques élémentaires dupliquées par les processus de croissance, ramification, réitération évoluent au cours d'une séquence de différenciation. Ces changements peuvent être de nature qualitative et/ou quantitative et s'expriment de manière continue et graduelle des niveaux d'organisation les plus élémentaires aux plus englobants. Nous présenterons ici les gradients principaux présents chez la majorité des végétaux vasculaires (pl. 1-10) ; (Barthélémy *et al.*, 1997).

- « L'*effet* de base » : il correspond à une augmentation progressive de la vigueur des entités botaniques successivement émises après la germination au cours de la phase d'établissement de la plante (Barthélémy *et al.*, 1997; Nicolini, 1998; Heuret *et al.*, 2000) ;

- La « *dérive* » : elle correspond au vieillissement du méristème édificateur et se traduit par une perte de vigueur des entités botaniques successivement émises par celui-ci sur un axe âgé (métamère, unité de croissance ou pousse annuelle, module...) ;

- « L'*ordre de ramification* » : le premier axe issu de la graine correspond à l'ordre 1, tandis que les axes portés par celui-ci sont qualifiés d'ordre 2 et ainsi de suite (Hallé *et al.*, 1978). L'effet de l'ordre de ramification se traduit le plus souvent par une diminution de la vigueur des entités botaniques de l'ordre 1 vers les ordres élevés (Barthélémy *et al.*, 1997). La notion d'ordre de ramification ne doit pas être confondue avec la notion de catégorie d'axe utilisée pour l'unité architecturale. Par exemple, dans le cas d'un jeune frêne, même si le tronc, les branches et les rameaux correspondent très généralement à des ordres de ramification croissants, les structures les plus différenciées (*cf.* les rameaux) peuvent naître directement sur le tronc, soit sur les premières UC émises par celui-ci (phénomène d'intercalation), soit dans la partie proximale des UC du tronc de l'arbre adulte (phénomène d'acrotonie) ; (Barthélémy *et al.*, 1997).

Certains phénomènes comme le développement par « intercalation », Edelin (1984) se superposent à l'expression de gradients. Au cours de l'ontogénie, et pour un grand nombre de plantes, on assiste à un transfert progressif des caractéristiques présentées par la base du tronc au début de sa formation, vers les premiers axes latéraux formés puis vers les rameaux portés par les branches une fois que celles-ci sont différenciées. D'autres gradients sont visibles à un niveau plus local. Par exemple l'acrotonie illustre un gradient au niveau de l'unité de croissance des métamères de la partie proximale ou distale ayant des aptitudes différentes à la ramification.

Fig. 1

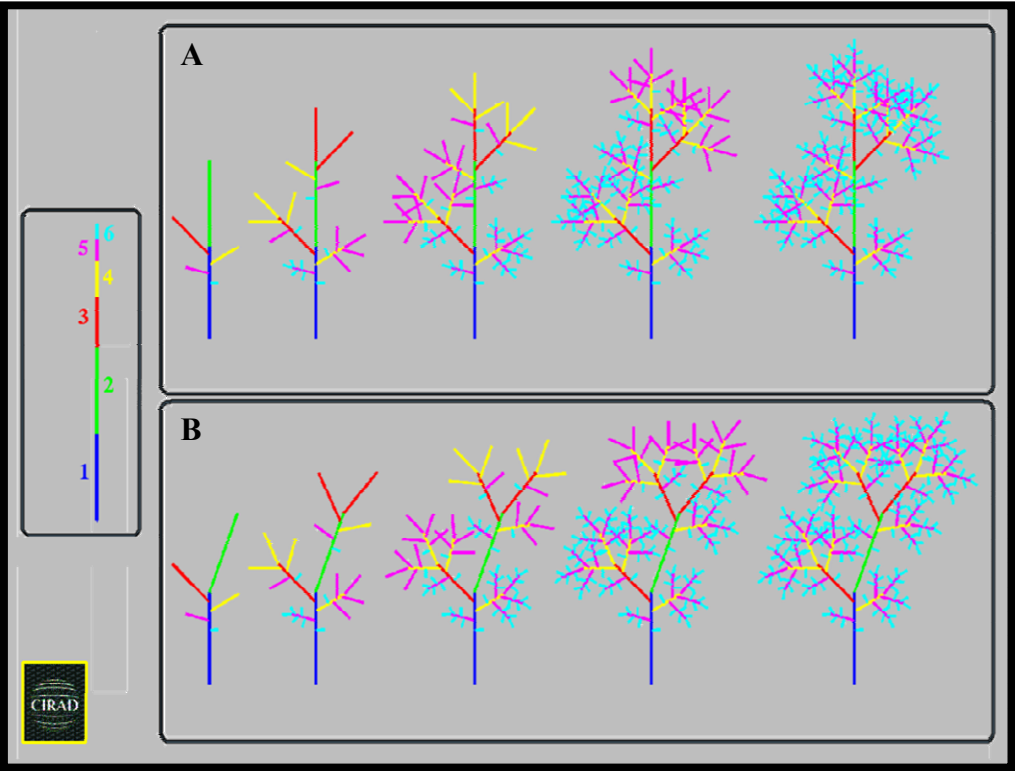


Fig. 2

mai-00		<i>Pinus nigra nigricans</i>			
		Structure de l'axe de référence			
Step N°	Structure concernée de la plante	Nom du symbole correspondant	N° Symbole	N° PL	
1	Tronc	base	fentn105	1	PL1T
40		max			
150		vieux			
201	Branches	base	fentn105	1	PL1P1N0
211		max			
231		min			
301	Rameaux	base	fentn105	1	PL1P1N0
305		max			
310		min			
401	Rameaux courts	base	fentn105	1	PL1P1N0
404		max			
426		min			
601	Feuille	aigu101	11	PL2SN2	

Planche 1-11 : L'axe de référence sous AMAPsim.

Figure 1: (A) Ramification monopodiale et (B) ramification sympodiale. Les différentes couleurs rendent compte de l'âge physiologique.

Figure 2: Représentation de l'axe de référence de *Pinus nigra nigricans* avec les correspondances établies entre les étapes de l'axe de référence les entités constitutives et les symboles.

5 Concepts de la chaîne logicielle AMAPsim : l'axe de référence

Les méristèmes d'une plante produisent des métamères qui s'organisent en différentes entités morphologiques (unité de croissance, pousse annuelle, axe) classées suivant un ordre de différenciation appelé « âge physiologique » (Barthélémy *et al.*, 1997). Le logiciel AMAPsim simule l'âge physiologique par la notion d'« axe de référence » (de Reffye *et al.*, 1991; Barczi *et al.*, 1997). La première règle fixée est qu'un méristème axillaire possède un âge physiologique plus vieux ou égal à celui du méristème porteur. L'axe de référence permet d'établir une description formelle unique (pour une espèce donnée), orientée et indexée de la structure de la plante, représenté par un axe théorique numérique. Ce dernier traduit de manière ordonnée tous les stades de différenciation morphologique des axes. Au cours de son fonctionnement le méristème principal progresse dans l'axe de référence d'étape en étape et il crée des axillaires dont l'âge physiologique est déterminé par un « saut » en amont de cet axe. Ce formalisme permet alors la modélisation et la simulation d'une plante, ainsi que de son évolution au cours du temps, au travers des caractéristiques et du fonctionnement de ses méristèmes.

La figure 1 de la planche 1-11 montre la croissance d'une plante à ramification monopodiale (A) et sympodiale (B) construite sur le principe de l'axe de référence. Celui-ci est caractérisé par 6 étapes. A chaque étape, une unité de croissance est constituée et à chaque nœud un méristème axillaire est positionné avec un saut programmé. Des couleurs différentes sont attribuées à chaque étape de façon à rendre lisible l'âge physiologique.

AMAPsim est un logiciel de simulation (accessible sous Linux) qui vise à rendre compte du développement architectural d'une plante de manière probabiliste dans un environnement fixé. La représentation formelle de l'architecture 3D des plantes repose sur 3 notions : (i) la topologie, (ii) la géométrie et (iii) la croissance (Barczi *et al.*, 1997). La topologie de la plante correspond à l'arrangement de ses divers éléments constitutifs les uns par rapport aux autres. Elle est paramétrée à partir des connaissances botaniques et des analyses mathématiques effectuées à partir d'observations. La géométrie correspond aux dimensions et à l'orientation des divers éléments dans l'espace. Elle est représentée de manière empirique à partir d'observations effectuées sur des plantes réelles : elle est "plaquée", c'est-à-dire qu'elle ne résulte pas de la simulation du fonctionnement de la plante. Le processus de croissance permet de faire évoluer dans le temps la structure et la géométrie définies précédemment.

- La topologie

La topologie de la plante décrit les relations de proximité entre les entités constitutives (entre-nœuds, feuilles,...) (Rey *et al.*, 1997; Godin et Caraglio, 1998). Les relations nécessaires pour décrire la topologie d'une plante sont la « succession » et la « parenté ». La succession est utilisée pour les entre-nœuds des axes et la parenté pour les entre-nœuds qui portent des branches ou des feuilles. Dans le logiciel AMAPsim, les organes portés sont appelés « productions latérales ». Il est possible de déclarer jusqu'à 5 types de productions latérales pour un même porteur. Ainsi, le porteur initie une feuille et un axe latéral avec la possibilité de gérer les dates d'apparition des différents organes avec la notion de développement immédiat ou différé (Barthélémy *et al.*, 1997).

- La géométrie

Une fois la structure topologique de la plante définie, il faut disposer les différents organes dans l'espace afin d'obtenir une représentation tridimensionnelle aussi fidèle que possible. A chaque étape de l'axe de référence, c'est-à-dire à un âge physiologique donné, est associé un organe (entre-nœud ou feuille) dessiné grâce à un modelleur 3D. Ces organes seront placés par le logiciel AMAPsim suivant des règles géométriques précises. L'axe se construit par l'empilement des entre-nœuds successifs auxquels on donne des règles géométriques telles que la disposition des feuilles (phyllotaxie), la flexion ou le redressement des axes. Tous les paramètres géométriques peuvent varier lors du parcours de l'axe de référence. Cette procédure permet de contrôler la géométrie de la plante en fonction de l'âge physiologique des organes fabriqués.

- La croissance

Sous AMAPsim, le temps est implicite, c'est à l'utilisateur de faire la correspondance entre l'unité topologique qu'il estime être à la base de la description de la plante (entre-nœud, unité de croissance, pousse annuelle) et le temps (seconde, heure, jours, mois, année) qu'il est réellement nécessaire pour construire cette unité topologique. La croissance correspond alors au temps nécessaire pour la construction des différentes entités et à la vitesse dont elles sont produites.

Chapitre 2 : Matériel végétal et site d'étude

1 Le choix des espèces

1.1 *Acacia mangium*

1.1.1 Nomenclature et taxonomie

Règne : **Végétal**
 Embranchement : **Spermaphytes**
 Classe : **Angiosperme**
 Ordre : **Dicotylédone**
 Famille : **Fabaceae**
 Sous-Famille : **Mimosaceae**
 Genre : ***Acacia***
 Espèce : ***Acacia mangium* Willd.**

Synonyme : *Racosperma mangium* (Willd.) L. Pedley.

Selon les pays, l'*Acacia mangium* a différents noms vernaculaires :

Récapitulatif des noms vernaculaires de l'*Acacia mangium* selon les pays (Pinyopusarerk *et al.*, 1993).

<i>Australie</i>	<i>Indonésie</i>	<i>PNG</i>	<i>Malaisie</i>	<i>Thaïlande</i>
brown salwood black wattle hickory wattle	mangge hutan tongke hutan (Ceram) nak (Maluku) laj (Aru) jerri (Irian Jaya)	arr	mangium kayu Safoda	krathin thepha

Cet *Acacia* a été initialement décrit comme *Mangium montanum* Rumph. dans l'herbier d'Amboinense en 1750 puis le nom a été changé en *Acacia* par Willenow en 1806 (Pinyopusarerk *et al.*, 1993). Le nom de genre dérive de *akakia* qui est le nom grec pour l'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., lequel est dérivé de *akis*, mot grec signifiant « pointe acéré » en référence aux épines de cette plante (Wagner *et al.*, 1999 *In* Starr *et al.*, 2003).

L'*Acacia mangium* s'hybride de manière naturelle avec l'*Acacia auriculiformis* créant des hybrides ayant une croissance plus rapide que les parents mais gardant le port de l'*A. auriculiformis* (Duke, 1983). L'hybride montre des caractéristiques supérieures pour le taux de croissance, l'adaptation à différents types de sols et une meilleure résistance aux maladies (Pinso et Nasi, 1992 *In* Sornsathapornkul et Owens, 1998).

Fig. 1

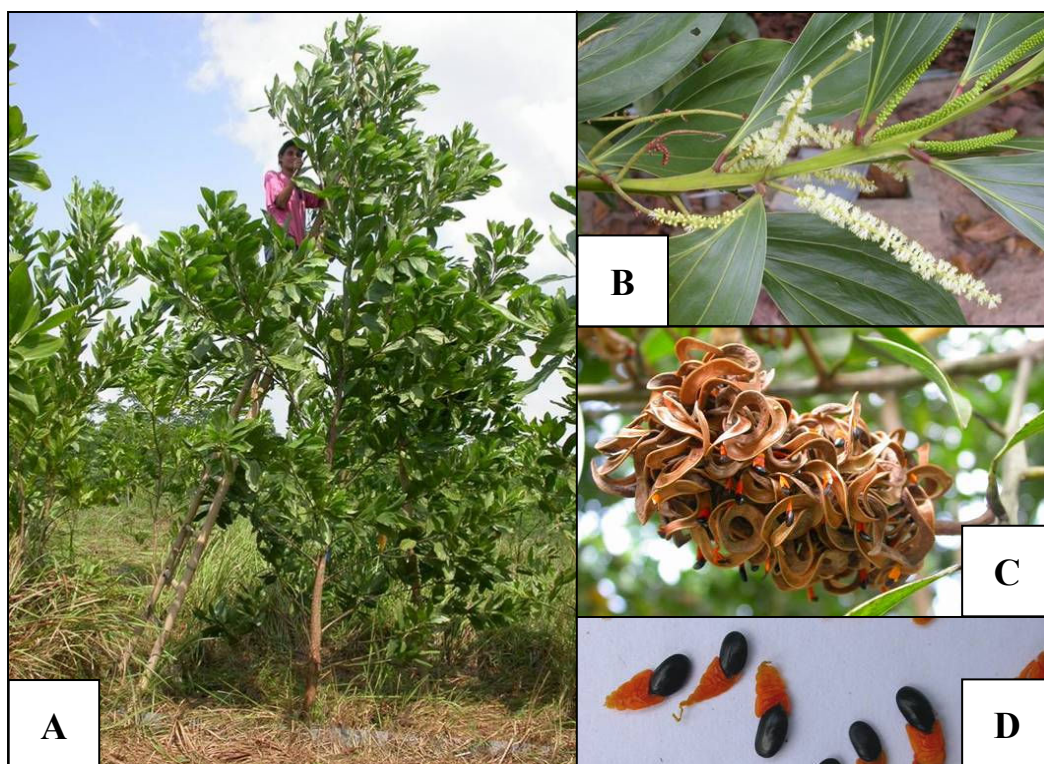


Fig. 2

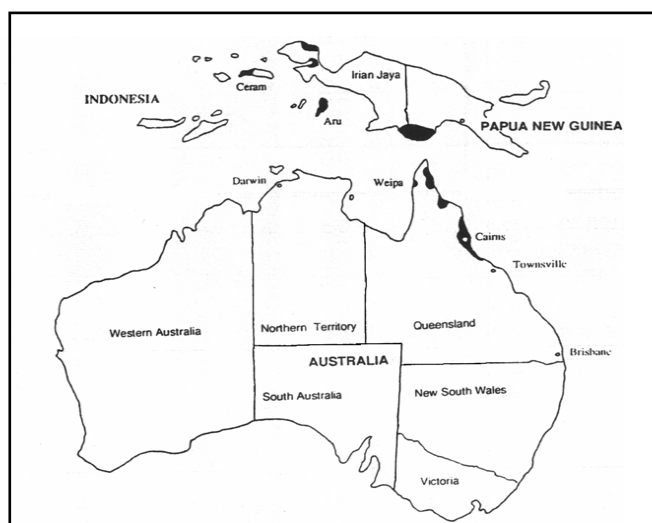


Planche 2-1 : *Acacia mangium* : morphologie et distribution naturelle.

Figure 1 : Jeune arbre âgé de 2 ans mesurant environ 4 à 5 mètres (A), inflorescences composées de petites fleurs jaune-blanchâtre formant un épi (B), infrutescences matures (C) laissant apparaître les graines de couleur noirâtre avec un élaïosome orange vif (D).

Figure 2 : Carte de la distribution naturelle de l'*Acacia mangium*.

1.1.2 Morphologie et croissance

L'*Acacia mangium* (pl. 2-1) est un arbre pionnier tropical de 25-35 m avec un dbh (diamètre à 1.30 m au-dessus du sol) moyen de 60 cm. Avec sa croissance très rapide cet *Acacia* peut atteindre 6 m en 2 ans (pl. 2-1, fig. 1A). Son feuillage persistant est caractérisé par des organes foliaires particuliers appelés phyllodes. Ceux-ci sont des pétioles aplatis issu de feuilles juvéniles composées bi-pennées, présentent chez la plantule, caractéristique des légumineuses. Le jeune arbre présente une écorce lisse verdâtre qui se fissure et devient brune avec l'âge. L'élagage naturel des branches est connu pour être rare chez cette espèce (Pinyopusarerk *et al.*, 1993).

Les inflorescences sont composées de petites fleurs blanchâtres à jaune formant un épi (pl. 2-1, fig. 1B). Une fois l'ovule pollinisé, le fruit qui est une gousse va se développer d'abord de couleur verte et de forme allongée, puis au cours de son mûrissement devenir brun et la gousse va s'enrouler sur elle-même (pl. 2-1, fig. 1C). Les gousses mesurent environ 5 mm de large pour 7 à 8 cm de long. Une fois à maturité elles s'ouvrent le long d'une seule fente de déhiscence pour laisser apparaître les graines. De forme ovale et de couleur noire brillant, les graines sont attachées à la marge du fruit au niveau du funicule par un éléaïsme de couleur orange (pl. 2-1, fig. 1D). Ce dernier de texture huileuse attire les oiseaux et surtout les fourmis responsables de la dispersion des graines. Dans la région de Sabah en Malaisie, des graines viables ont été récoltées chez des *Acacia mangium* âgé de 2 ans (National Research Council, 1983).

Selon la provenance de l'*Acacia mangium* son taux de croissance varie (Tuomela *et al.*, 1996). Ces auteurs ont montré, pour 20 provenances d'*A. mangium* étudiées à Kalimantan en Indonésie, que les provenances de Papouasie Nouvelle Guinée et de l'Irian Jaya ont un taux de croissance plus élevé que les provenances australiennes. Aussi, ces derniers discutent des différences du taux de croissance en fonction des facteurs climatiques notamment en ce qui concerne le manque d'eau qui a un impact négatif sur la croissance de l'*A. mangium*.

1.1.3 Distribution naturelle, écologie et plantation

Le genre *Acacia* comprend environ 1100 espèces d'arbres et d'arbustes originaires des savanes et régions arides d'Afrique, des Amériques, d'Asie et plus majoritairement d'Australie. Aussi, un petit nombre d'*Acacia* est originaire des zones tropicales humides. L'*Acacia mangium* a une distribution naturelle fragmentée qui s'étend de 1° à 18°57'S de latitude et de 125°22' à 146°17'E de longitude (Pinyopusarerk *et al.*, 1993). Il est natif des

provinces indonésiennes de Ceram, Salu, Aru et de l'Irian Jaya, la Papouasie Nouvelle Guinée et le Nord-Est du Queensland en Australie (pl. 2-4, fig. 2). La distribution de l'*Acacia mangium*, espèce de faible altitude (en moyenne 100 m au-dessus du niveau de la mer), est fortement influencée par la quantité des précipitations (1000-4500 mm par an) et du drainage du sol (bien drainé et de faible fertilité). L'*Acacia mangium* a l'aptitude de se développer sur des sols acides de pH 4.5-6,5 (Cole *et al.*, 1996). Cette capacité a de l'importance puisque les sols acides sont très répandus sous les tropiques et l'*A. mangium* se distingue des autres légumineuses qui nécessitent un sol de pH supérieur à 5,5.

A. mangium est le candidat idéal choisi lors des programmes de reforestation et de réhabilitation des sites dégradés. Il a été introduit en 1966 dans l'état du Sabah en Malaisie, en Papouasie nouvelle Guinée en 1969, au Népal en 1976, au Philippines en 1977, au Bangladesh en 1978, à Hawaï en 1979, au Cameroun et au Costa Rica en 1980 et en Indonésie en 1980 et 1981 (National Research Council, 1983) ainsi qu'en Chine, au Laos, aux îles Fidji, au Sri Lanka, au Vietnam, en Thaïlande et dans quelques pays africains (Pinyopusarerk *et al.*, 1993).

1.1.4 Utilisations

Ecologie—Les plantations d'*Acacia mangium* permettent de contrôler l'érosion des sols et aussi de prévenir la propagation d'*Imperata cylindrica* (L.), graminée envahissant les sols dégradés (Tuomela *et al.*, 1996; Otsamo, 2002). Cet *Acacia* est souvent planté en bordure servant de coupe vent ou coupe feu. Comme toutes les autres légumineuses, il forme une symbiose avec une bactérie du genre *Rhizobium* visible par le développement de nodules sur le système racinaire (Lesueur et Diem, 1997; Galiana *et al.*, 1998). Cette symbiose confère à cette espèce l'aptitude à fixer l'azote atmosphérique, nécessaire à une bonne croissance de l'arbre et par conséquent à restaurer la fertilité des sols. En Guyane française, l'*Acacia mangium* est planté sur des sols très dégradés suite à l'orpaillage.

Agroforesterie— L'introduction de cette espèce en systèmes agroforestiers a été signalée comme prometteuse, dans les régions tropicales humides et sub-humides d'Afrique, dans le cas de fertilisation de cocoteraies (de Taffin *et al.*, 1991; Dupuy et N'Guessan Kanga, 1991). Le cocotier est l'espèce principale et l'*Acacia mangium* a une fonction d'accompagnement à vocation culturelle. Au Costa Rica, les *Acacia mangium* associés avec des cultures, de type *Zea mays*, *Zingiber officinalis* et *Eugenia stipitata*, ont une réduction de leur taux de mortalité et un meilleur diamètre basal en comparaison avec des *Acacia mangium* de plantation

monospécifique (Kapp et Beer, 1995). Avec son feuillage dense et persistant, cette espèce est très utile pour faire de l'ombrage et peut être utilisée par exemple en association avec du cacaoyer qui est une espèce d'ombre.

Fibres et Bois— L'*Acacia mangium* est caractérisé par un bois léger (densité de 0.5 ; Pinyopusarerk *et al.*, 1993) et par un duramen de couleur brune. Son âge d'exploitabilité est compris entre 6 et 9 ans. Il est utilisé principalement pour faire de la pâte à papier mais aussi comme bois de chauffage, bois de construction ou pour la réalisation de meubles.

Combustible— Cette espèce fournit du charbon de bonne qualité avec une valeur calorifique de 4800-4900 kcal.kg⁻¹.

Fourrage— Les jeunes pousses et les feuilles sont broutées par les bovins.

Nourriture— Les germinations peuvent être cuites et consommées comme légume.

1.2 *Tectona grandis*

1.2.1 Nomenclature et taxonomie

Règne : **Végétal**

Embranchement : **Spermaphytes**

Classe : **Angiosperme**

Ordre : **Dicotylédone**

Famille : **Verbenaceae**

Genre : ***Tectona***

Espèce : ***Tectona grandis* L. f.**

Synonyme : *Tectonia theca* Lour.

Selon les pays, *Tectona grandis* connaît différents noms vernaculaires :

Récapitulatif des noms vernaculaires de l'*Acacia mangium* selon les pays.

Anglais	Français	Inde	Indonésie	Laos	Myanmar	Philippines	Thaïlande
teak	teck	sagon sagwan	jati deleg kulidawa (Java)	sak	kyun	djati	sak mai-sak

Le genre *Tectona* comprend 3 autres espèces (Behaghel, 1999) :

Tectona hamiltoniana Wall. (endémique de la zone sèche du Myanmar)

Tectona philippinensis Benth. & Hook. f. (endémique du sud des Philippines)

Tectona abludens Santi & Rudjiman (identifié en Indonésie sur l'île de Java)

Ces 3 espèces ne sont pas commercialisées, mais d'après Behaghel (1999) elles ont un intérêt dans le cadre de programme d'amélioration génétique.

Le genre *Tectona* tire son nom du mot grec *tekton* qui signifie « constructeur » car son bois a longtemps été considéré comme ayant une place d'honneur parmi les bois de menuiserie (Bhat et Ma, 2004).



Planche 2-2 : *Tectona grandis* : morphologie.

Jeune arbre âgé de 5 ans mesurant environ 10 mètres (A), infrutescences formant d'immense panicule en position terminale de l'axe (B) composées de très nombreuses petites fleurs blanchâtres (C).

1.2.2 Morphologie et croissance

Le teck (pl. 2-2) est une espèce héliophile qui ne tolère pas l'ombre quelque soit son stade de développement (Pandey et Brown, 2000). De longue durée de vie, les plus vieux arbres peuvent atteindre 80 à 90 ans. C'est un arbre à feuillage caduc pouvant atteindre 30 à 40 m de hauteur pour un diamètre de 150 à 250 cm. Avec l'âge de l'arbre, la base du tronc se cannele puis développe des contreforts. L'écorce du Teck est de couleur grisâtre et présente de petites fissures longitudinales. La croissance végétative des axes se réalise au cours de la saison des pluies. Le développement des inflorescences se réalise juste après la croissance des axes végétatifs et coïncide avec la fin de la saison des pluies. Les inflorescences apparaissent à un pas de temps annuel. Cette phénologie est d'autant plus nette que la saison sèche est plus marquée (Edelin, 1984) Le teck fleurit entre 6 et 8 ans et parfois plus tard selon les conditions environnementales et de sylviculture. Dupuy et Verhaegen (1993) ont observé en Côte d'Ivoire, sous certaines conditions de croissance juvénile rapide, des Tecks fleurissant à 2 ans. Les inflorescences forment de très grosses panicules d'environ 45 cm de long en position terminale des axes (pl. 2-2, fig. 1B). Elles contiennent entre 5000 et 8000 petites fleurs hermaphrodites de couleur blanchâtre (pl. 2-2, fig. 1C).

Le taux de croissance et la qualité du bois de teck issu de plantation, sont largement dépendants du type et de la qualité des graines, des caractéristiques physique et chimique du sol, des conditions environnementales tels que les températures, le taux d'humidité et des techniques de gestions. (Bailey et Harjanto, 2004) ont montré une croissance significativement plus importante en hauteur et en diamètre pour des rejets de souches comparé aux Tecks issus de graines. Aussi, l'association d'espèces fixatrices d'azote, comme par exemple *Leucaena*, améliore la croissance du Teck (Kumar *et al.*, 1998). Selon que la saisonnalité (saison sèche / saison des pluies) est plus ou moins bien marquée alors les feuilles du Teck seront respectivement caduques ou persistantes (Richards, 1996).

1.2.3 Distribution naturelle, plantation et écologie

Le teck a une aire naturelle de répartition géographique large et discontinue dans le Sud-Est asiatique. Les forêts de Tecks poussent naturellement en Inde, au Myanmar, au Laos, en Thaïlande et se sont naturalisées en Indonésie sur l'île de Java. Le Teck a longtemps été considéré comme endémique d'Indonésie mais il a été probablement introduit au 14^{ième} siècle à partir de graines provenant du sud de l'Inde. Près d'un tiers (8,9 millions d'ha) de la forêt naturelle de teck se trouve en Inde.

Le Teck a été importé dans toute l'Asie tropicale (Malaisie, Indonésie, Viet Nam, Philippines, Sri Lanka,...), ainsi qu'en Afrique tropicale (principalement en Côte d'Ivoire, au Nigeria, en Tanzanie et au Togo), et en Amérique latine et dans les Caraïbes (Costa Rica, Colombie, Equateur, Panama, Trinité et Tobago et au Venezuela). Une synthèse sur l'état des plantations de Tecks dans le monde a été réalisée en 1999 par Behaghel. Les plantations de Teck prédominent nettement en Asie avec 43% en Inde et 31% en Indonésie alors qu'en Afrique et en Amérique elles représentent respectivement 4,5% et 3%. Sur une superficie estimée à 187,1 millions d'hectares de plantations forestières établies dans le monde en 2000, quelques 5,7 millions d'hectares (3%) sont des plantations de tecks (FAO, 2001). D'autres genres, tels que l'*Eucalyptus* (30% des plantations) et l'*Acacia* (12%) sont développés plus largement, mais le teck fait partie de l'une des cinq premières espèces tropicales feuillues pour sa superficie plantée dans le monde (Krishnapillay, 2000). En ce qui concerne l'Indonésie, la plus grande superficie de plantations de Tecks se situe sur l'île de Java avec 1,1 millions d'hectares repartis en 650 000 ha de plantations gérés par des entreprises d'états (Perum Perhutani) et 450 000 ha comprenant des parcelles non exploitées et d'anciennes régénérations naturelles (Behaghel, 1999).

Dans la majeure partie de son aire de production, le teck pousse particulièrement bien dans les endroits où les précipitations annuelles sont comprises entre 1250 à 3750 mm, la température minimale entre 13 et 17°C et la température maximale entre 39 et 43°C (Pandey et Brown, 2000). Toutefois, pour produire du bois de bonne qualité, cette espèce a besoin d'une saison sèche d'au moins quatre mois, avec des précipitations inférieures à 60 mm (Kaosa-ard, 1981). Les Tecks se développent de manière optimale dans les zones humides où se distingue toujours une saison sèche bien marquée de 3 à 6 mois. Les forêts de Tecks sont généralement situées au-dessous de 1000 mètres d'altitude sur des sols latéritiques profonds, bien drainés, riches en phosphore et de pH 6,5 – 8. Le Teck préfère des sols fertiles et en particulier les substrats volcaniques ou les sols alluviaux de différentes origines (Krishnapillay, 2000).

1.2.4 Utilisations

Le teck est une espèce clé pour le reboisement en zone tropicale (i.e. en Côte d'Ivoire) compte tenu des excellentes qualités du bois produit et de son excellente productivité (Dupuy *et al.*, 1999).

Bois— Le Teck est connu mondialement pour la très haute qualité de son bois qui est approprié pour une large variété d'usage. Son bois, de couleur jaunâtre, se présente comme un

bois mi-lourd, mi-dur, peu nerveux et à faible retrait. Le bois, huileux au touché, à un grain fin à moyen et son fil est droit ou légèrement ondulé. Imputrescible, le bois de Teck est utilisé pour la construction de bateaux, de ponts, de quais, de portes d'écluse,... Hautement résistant à une large variété de produits chimiques, il est parfaitement approprié pour l'intérieur et l'extérieur des maisons.

Combustible— Les parties restantes de bois, branches et chutes, servent de combustible. La sciure de bois quant à elle est utilisée comme encens sur Java.

Agroforesterie— Le teck est considéré comme un arbre à usage multiple en agroforesterie dans de nombreux pays d'Asie, d'Afrique et d'Amérique (Bhat et Ma, 2004).

Tannin et colorant— L'écorce des racines et les jeunes feuilles de teck produisent une teinture rouge qui est utilisée pour teindre les papiers, tissus et tapis.

Alimentation— Les jeunes feuilles du Teck, de grande taille, sont utilisées pour emballer et conserver les aliments notamment lors des périodes festives comme les mariages. De part la rugosité de la surface de la feuille de Teck, les Javanais l'utilise pour la confection du « tempe » (gâteau à base de graines de soja fermentées).

Médecine— En médecine traditionnelle, une pâte à base de poudre de bois est utilisée contre les crises de foie, les dermatites et comme vermifuge. Le bois, noirci par le feu, mélangé avec du jus de pavot puis réduit en pâte est utilisé pour soulager le gonflement des paupières. L'écorce est utilisée comme astringent et l'huile récupérée du bois sert de tonifiant pour les cheveux.

Décorations— Une fois abattues, les souches des Tecks sont récupérées avec une partie du système racinaire pour la réalisation de sculptures et pour la décoration des aquariums.

1.2.5 Amélioration de la qualité du bois

Les coupe de bois sont passées d'une rotation de 50 à 60 ans à 20 à 30 ans pour des raisons économiques (Bhat *et al.*, 2001). L'aspect du bois de Teck produit par des arbres à croissance rapide se différencie de celui du Teck à croissance lente de la forêt naturelle de par sa couleur, son fil et sa texture (Bhat et Ma, 2004). Ainsi, de nombreux travaux de recherche ont pour but l'amélioration génétique sur la qualité du bois de Teck en plantation. De fortes variations génétiques apparaissent pour différentes provenances principalement selon la quantité de pluie annuelle (Kjaer et Foster, 1996). Ainsi, pour des plantations en zones arides il sera préférable de sélectionner des provenances très peu demandeuses en eau. De nombreuses sélections reposent sur des critères de forme comme la hauteur de la fourche, la cylindricité et

la rectitude des troncs des arbres, l'état sanitaire et la vigueur (Dupuy et Verhaegen, 1993). Les forestiers, quant à eux, cherchent à optimiser les techniques sylvicoles en ce qui concerne les régimes des éclaircies et leurs rotations (Kjaer et Foster, 1996; Dupuy *et al.*, 1999). Des études sont réalisées sur le développement et la qualité des graines (Kaosa-ard *et al.*, 1998). En effet, le nombre de graines produites par arbre est limité (Tangmitcharoen et Owens, 1997) et le taux de germination est faible. C'est ainsi que des études sur la reproduction végétative par culture *in vitro* ont été développées depuis quelques années (Monteuuis *et al.*, 1998).

2 Le site d'étude

Le territoire indonésien s'étend, du Nord au Sud, sur environ 2.000 km, de 6° de latitude Nord à 11° de latitude Sud et, d'Ouest en Est, sur environ 5.000 km, de 95° de longitude Est à 141° de longitude Est. Il couvre 5.193.000 km², dont 2.027.000 km² de terres et 3.166.000 km² de mers. L'Indonésie regroupe 17000 îles qui abritent plus de 200 millions d'habitants. 90% de la population résident sur six d'entre elles : Sumatra, Java, Bali, Kalimantan (partie indonésienne de Bornéo), Sulawesi et l'Irian Jaya (Papouasi Nouvelle Guinée).

D'une manière générale, l'Indonésie subit un climat équatorial, c'est-à-dire chaud et humide. L'année est rythmée par un renversement des vents avec la mousson sèche qui dure de mai à octobre et la mousson humide qui sévit de novembre à avril.

L'ensemble des observations et des mesures de terrain ont été réalisées sur Sumatra Sud pour *Acacia mangium* et sur Java Est pour *Tectona grandis*.

Fig. 1

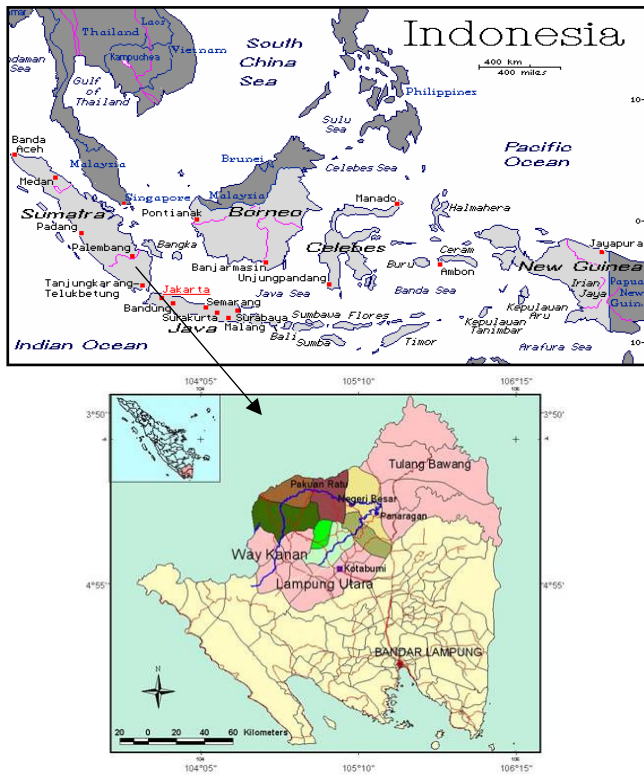


Fig. 2

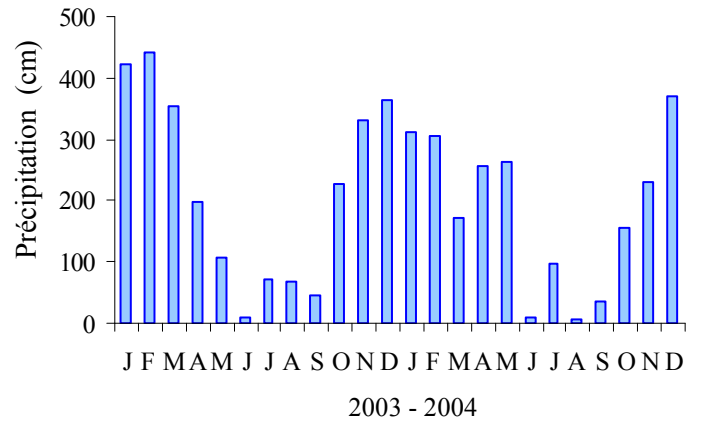


Fig. 3



Planche 2-3 : Karang Sakti, Lampung Nord, Sumatra Sud.

Figure 1 : Localisation de la région d'étude du Pakuan Ratu au nord de Lampung au sud de Sumatra.

Figure 2 : Cumul des précipitations pour 2003 et 2004.

Figure 3 : Photos représentant différents types de paysages rencontrés dans la région du Pakuan Ratu. (A) plantation de riz, (B) de manioc et de maïs (C). Cette zone est fortement envahie par la graminée *Imperata cylindrica* L (D).

2.1 Sumatra

Sumatra est la troisième île de l'archipel par sa taille et la seconde par sa population (30 millions d'habitants). Elle est la première par les exportations notamment en pétrole, gaz naturel, caoutchouc, huile de palme, tabac, thé, café et bois. Au sud de Sumatra se situe la région de Lampung (pl. 2-3, fig. 1) où une grande proportion des habitants de cette région sont des javanais établis suite à la politique gouvernementale de transmigration, visant à désengorger l'île surpeuplée de Java. Chaque famille de trans migrant a reçu un lopin de terre et un terrain à bâtir.

La zone du Pakuan Ratu, située entre 4°20' et 4°40' sud, recouvre une superficie de 200 km² au nord de Lampung. Dans le cadre du projet SAFODS, un camp de recherche a été établi dans la localité de Karang Sakti, dans le Pakuan Ratu. Les observations architecturales et les mesures des arbres ont été réalisées dans la localité de Karang Sakti (4°32'41.7'' S et 104°57'4.8'' E) et de Bima Sakti (4°32'58.3'' S et 104°56'33.1'' E).

Le climat est tropical humide avec plus de 2500 mm de pluie par an. Deux saisons majeures sont présentes : une saison sèche de juin à octobre et une saison des pluies de novembre à mai (pl. 2-3, fig. 2). La topographie du site est relativement plate. Les sols sont très profonds, bien drainés, acides et très peu fertiles. Des concrétions de fer sont présentes dans le sol. Les principaux types de sols sont Oxi/Ultisols, Inceptisols et entisols et recouvrent respectivement 64, 29 et 7 % de la zone. L'altitude est d'environ 60 m au-dessus du niveau de la mer, la température moyenne est de 28°C, variant de 22°C à 33°C, et les pluies annuelles atteignent une moyenne annuelle de 2200-2500 mm.

Dans cette région, l'ensemble du paysage est formé par les plantations de palmiers à huile, hévéa, canne à sucre et manioc (pl. 2-3, fig. 3). Cependant, les systèmes agroforestiers avec une strate arborée et une culture associée sont très répandus à proximité des villages (pl. 2-5, fig.1). Différentes espèces d'arbres sont couramment rencontrées en association avec le manioc (*Manihot esculenta* Crantz.): *Acacia mangium* (Mimosaceae), *Alstonia scholaris* (Apocynaceae), *Elaeis guineensis* (Palmaceae), *Eucalyptus hybrides* (Myrtaceae), *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae), *Paraserianthes falcataria* (Mimosaceae), *Peronema canescens* (Verbenaceae), *Swietenia mahagony* (Meliaceae), *Tectona grandis* (Verbenaceae)

La strate arborée peut être composée uniquement d'une seule espèce ou d'un mélange de plusieurs espèces. Dans le cas de notre étude, seul l'*Acacia* était présent, sans mélange avec une autre espèce.

Fig. 1



Fig. 2

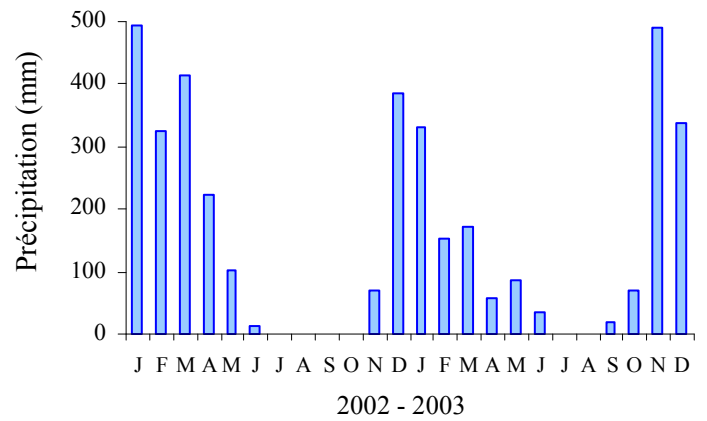


Fig. 3



Planche 2-4 : Malang, Java Est.

Figure 1: Localisation des 2 sites d'études dans les environs de Malang, Java est.

Figure 2 : Cumul des précipitations de 2002 et 2003.

Figure 3 : Photos représentant différents types de paysages rencontrés dans la région de Malang. (A) plantation de maïs et de riz fluvial, (B) plantation de choux et plantations de riz fluvial sur une ancienne plantation de teck (C) et riz inondé en terrasse (D).

2.2 Java

L'île de Java, entre Sumatra et Bali, est la plus peuplée avec plus de 120 millions d'habitants. C'est elle qui accueille aussi la capitale, Jakarta (10 millions d'habitants), à l'ouest de la longue plaine littorale, zone de rizières, qui borde la côte nord. Au centre se trouve un massif montagneux composé de nombreux volcans (33 dont 17 en activité) qui ne laisse que peu de place, sur la façade sud, à une zone de collines et de plaines alluviales. Très fertile, Java est le grenier de l'Indonésie (riz, thé, café...).

A l'est de Java se situe la ville de Malang (pl. 2-4, fig. 1), nom donnée aussi à la région, entouré de nombreuses collines et vallons. Deux saisons majeures sont présentes : une saison sèche de juin à octobre et une saison des pluies de novembre à mai (pl. 2-4, fig. 2). La température moyenne est de 24.2°C et les pluies annuelles atteignent une moyenne annuelle de 2000. Les sols sont très profonds, bien drainés, acides à basiques et fertiles. Les sols sont de type Alfisols.

Les tecks ont été étudiés principalement sur 2 sites, Jatikerto et Binagun (8°10'51.2'' S et 112°20'0.2'' E) situés entre 200 et 300 mètres d'altitude (pl. 2-2, fig. 1). La topographie des 2 sites, entourées de petits massifs, est relativement plate. Jatikerto est le nom de la localité où sont situées les parcelles expérimentales gérées par la faculté d'agronomie de l'université de Brawijaya, Malang. Binagun est de même le nom d'une localité où se trouvent de nombreuses plantations de Tecks gérées par la société forestière d'Etat « Perum Perhutani » et des systèmes agroforestiers à base de Teck (pl. 2-5, fig. 2).

Dans la région de Malang, les systèmes agroforestiers à 2 strates se différencient de ceux de Lampas Nord de part un choix d'espèce arborée beaucoup plus faible et un choix de cultures associées beaucoup plus large. L'essence arborée principalement plantée est *Tectona grandis*. Les cultures associées diffèrent (i) selon les parcelles pour une même période donnée et (ii) selon la saisonnalité (saison des pluies / saison sèche). Ainsi, pendant la saison sèche la culture du piment, de l'arachide et du manioc (*Manihot esculenta* Crantz.) est privilégiée alors que pendant la saison des pluies le riz (*Oriza sativa* L.) et le maïs (*Zea mays* L.) ont des conditions plus propices.

Fig. 1



Fig. 2



Planche 2-5 : Les systèmes agroforestiers à 2 strates en Indonésie.

Figure 1 : Photos de systèmes agroforestiers dans la région de Pakuan Ratu au Sud de Sumatra. (A) Plantation de jeunes *Acacia mangium* âgés d'un an environ en association avec du manioc et (B) Jeunes *Hevea brasiliensis* âgés de 2 ans en association avec du manioc.

Figure 2 : Photos de systèmes agroforestiers dans la région de Malang sur Java Est. Jeune tecks âgés de 2 ans environ en association avec du riz (A) et du maïs (B) en début de saison des pluies et plantation de jeunes tecks âgés de 2 ans environ en association avec du maïs (C) et de la cacahouète (D) en début de saison sèche.

Chapitre 3 : Croissance et développement architectural chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*

1 Objectifs

Le principal objectif de ce chapitre est de définir les modalités de développement et de croissance de l'*Acacia mangium* et de *Tectona grandis* à travers l'étude des processus élémentaires de croissance et de ramification. Afin de caractériser le développement de ces 2 espèces et ses variations, deux approches ont été entreprises : (i) une analyse architecturale et (ii) une analyse quantitative des processus de croissance et de ramification.

L'analyse architecturale, approche globale descriptive des caractères morphologiques, permet de dégager la séquence endogène de développement d'une espèce et de caractériser les effets des facteurs externes sur celle-ci. Pour l'*Acacia mangium*, l'analyse architecturale a été réalisée dans sa globalité alors que pour *Tectona grandis*, les travaux réalisés par Edelin en 1984 ont servi de support de travail.

L'analyse quantitative des processus de croissance et de ramification est basée sur les connaissances acquises lors de l'analyse morphologique. Les données quantitatives doivent être réalisées sur des entités botaniques homologues au sein de l'espèce tels que métamère, unité de croissance ou axe. Cette approche vise à modéliser les processus du fonctionnement des méristèmes à chaque étape du développement de l'arbre et de rendre compte de la variabilité observée. Cette analyse quantitative a permis également d'acquérir les valeurs des paramètres nécessaires à la construction des représentations tridimensionnelles des arbres afin de simuler l'interception de la lumière au cours du développement des arbres (Chapitre 5).

Tableau 3-1 : Age, dates d'observation, lieux et sites d'étude et espacement des arbres pour les différentes observations des *Acacia mangium* pour l'analyse architecturale et les mesures quantitatives.

Age	Dates d'observation	Lieu d'étude	Sites d'étude	Espacement
Plantules	12/08 au 17/10 2003 20/07 au 5/09 2004	Karang Sakti	Pots Régénération naturelle	-
1 an	12/08 au 17/10 2003 20/07 au 5/09 2004	Bima Sakti	Parcelle agroforestière (manioc)	3*4
22 mois	12/08 au 17/10 2003	Karang Sakti	Parcelle agroforestière (manioc) Parcelle monospécifique	3*4
2 ans	12/08 au 17/10 2003	Karang Sakti	Parcelle agroforestière (manioc) Parcelle monospécifique	3*4 3*4
	20/07 au 5/09 2004	Bima Sakti	Parcelle agroforestière (manioc)	3*4
	12/08 au 17/10 2003	Karang Sakti	Individu solitaire	-
3 ans	12/08 au 17/10 2003	Karang Sakti	Parcelle monospécifique (non élagué)	2*2
	20/07 au 5/09 2004	Karang Sakti	Parcelle agroforestière associée avec du manioc (élagué)	3*4
			Parcelle monospécifique (non élagué)	3*4
4 ans	12/08 au 17/10 2003	Karang Sakti	Parcelle monospécifique (élagué)	4*4
4.5 ans	12/08 au 17/10 2003	Karang Sakti	Parcelle en bordure d'une parcelle d'hévéa	4*4
5 ans	12/08 au 17/10 2003	Karang Sakti	Parcelle en mélange avec Eucalyptus	3*4 (3*8)
6 ans	20/07 au 5/09 2004	Karang Sakti	Parcelle en mélange avec Eucalyptus	3*4 (3*8)
Non connu	12/08 au 17/10 2003 et 20/07 au 5/09 2004	Karang Sakti	Individus solitaires	-

Tableau 3-2 : Age, dates d'observation, lieux et sites d'étude et espacement des arbres pour les différentes observations de *Tectona grandis* pour l'analyse architecturale et les mesures quantitatives.

Age	Dates d'observation	Lieu d'étude	Sites d'étude	Espacement
Plantules	20/09 au 30/11 2003	Binagun	Pots, Pépinière	-
	19/06 au 15/07 2004		Parcelles agroforestières	1*6
1 an	20/09 au 30/11 2003 19/06 au 15/07 2004	Binagun	Parcelle agroforestière (diverses cultures)	1*6
2 ans	20/09 au 30/11 2003 19/06 au 15/07 2004	Binagun	Parcelle agroforestière (diverses cultures)	1*6
3 ans	19/06 au 15/07 2004	Binagun	Parcelle agroforestière (diverses cultures)	1*6
4.5 ans	20/09 au 30/11 2003	Jatikerto	Parcelle en mélange avec Pariaserenthes	3*4
5 ans	19/06 au 15/07 2004	Jatikerto	Parcelle en mélange avec Pariaserenthes	3*4
5 à 6 ans	20/09 au 30/11 2003 19/06 au 15/07 2004	Binagun	Parcelle agroforestière parcelle monospécifique	variable
6 à 50 ans	20/09 au 30/11 2003 19/06 au 15/07 2004	Binagun	Parcelle monospécifique Individus solitaires	variable

2 Matériels et méthodes

2.1 Analyse architecturale

2.1.1 Les arbres étudiés

Le nombre d'individus à étudier par espèce est variable selon la complexité architecturale des arbres et le degré de précision recherché. Le nombre d'individus observés et le temps imparti à l'étude architecturale des 2 espèces ont été différents. L'analyse architecturale de l'*Acacia* a demandé beaucoup plus de temps que pour celle du *Teck*.

La première étape de l'analyse architecturale a consisté à prospecter le site d'étude afin d'identifier différents stades de développement. Pour l'*Acacia mangium*, les observations ont été réalisées sur un grand nombre d'individus croissant dans des conditions différentes (tab. 3-1) depuis le stade plantule jusqu'à un âge d'environ 6-7 ans. Au delà, les arbres sont exploités dans cette région pour leur bois. Pour *Tectona grandis*, les observations ont pu être réalisées sur un grand nombre d'individus croissant dans des conditions différentes (tab. 3-2) depuis le stade plantule jusqu'à des arbres sénescents. Ces derniers étant conservés sur pied afin de servir de semenciers.

2.1.2 Analyse architecturale

L'analyse architecturale (voir chapitre 1) est basée sur l'observation et le dessin. Les arbres ont été observés sur pied. Les jeunes arbres ont pu être directement observés tandis que pour l'observation des grands arbres des jumelles ont été indispensables. Une échelle a été utilisée pour faire des observations fines au niveau de branches basses et médianes de la couronne.

L'observation des caractères morphologiques des plantes, repose sur le mode de croissance et de ramification, sur la différenciation morphologique des axes et sur la position de la sexualité.

L'observation des arbres dans différentes conditions de plantation a permis de dégager les caractères variants et invariants de l'espèce pour un lieu donné. L'analyse de l'architecture et de ses variations ont permis d'interpréter les différents mécanismes de l'évolution des structures pour mettre en évidence la dynamique de croissance d'un arbre suivant une trajectoire moyenne au cours de sa vie.

Les résultats sont présentés (i) sous forme de dessins caractérisant les arbres à chaque stade de développement pour les différentes conditions de plantation et (ii) par un ensemble de schémas résumant la séquence de développement endogène de l'espèce.

2.2 Dynamique de croissance

2.2.1 Suivi de la croissance des axes principaux

Un suivi de la hauteur totale des Acacias a été réalisé d'octobre 2002 à avril 2004 sur le site de Karang Sakti en situation agroforestière. Le suivi a débuté alors que les arbres étaient âgés de 11 et 13 mois correspondant à une campagne de plantation de plantules de 7 mois en avril 2002 (lot 1, fin de saison des pluies) et en juin 2002 (lot 2, début de saison sèche). Les mesures de la hauteur totale ont été réalisées tous les 6 mois soit en octobre 2002, avril 2003, octobre 2003 et avril 2004. Le taux d'allongement des axes principaux pour ces 2 lots d'arbres a été déterminé pour un pas de temps de 6 mois par la différence des hauteurs entre avril 2003 et octobre 2002, octobre 2003 et avril 2003 et avril 2004 et octobre 2003.

2.2.2 Suivi de l'allongement des entre-nœuds

Du fait de la croissance rapide et continue de l'*Acacia mangium* il a été nécessaire de pouvoir mettre en évidence la dynamique de la croissance végétative. Le suivi de croissance a pour but de comprendre la mise en place et d'allongement des entre-nœuds au cours du temps. Cinq axes principaux et 5 branches (A2) ont été mesurés pour des arbres âgés de 1.5 ans et 5 branches basses (A2) ont été sélectionnées pour des arbres âgés de 3 ans. Les mesures ont été réalisées pendant 45 jours (du 22 juillet au 5 septembre 2004) tous les 2 à 3 jours. Lors du premier jour d'observation, une marque a été déposée au niveau d'un nœud ayant fini son développement. Par la suite, à chaque observation, le nombre d'entre-nœud mis en place et la longueur des entre-nœuds ont été notés à partir du repère et jusqu'aux dernières ébauches foliaires visibles au sommet de la tige.

Les paramètres calculés sont le nombre moyen cumulé d'entre-nœuds mis en place, l'allongement cumulé moyen de la longueur de la portion d'axe mis en place et l'allongement cumulé pour un entre-nœud. L'accroissement moyen de l'entre-nœud est déterminé pour la période de 45 jours par le ratio « différence de longueurs entre deux dates d'observation successives / nombre de jours entre les dates d'observation ».

La comparaison des distributions des longueurs des portions d'axe et des entre-nœuds est réalisée avec le test de Mann-Witney-Wilcoxon (Saporta, 1990) au seuil de 95%. Les moyennes calculées sont indiquées avec leur intervalle de confiance à 5%.

2.3 Croissance et ramification

2.3.1 Les arbres étudiés

Les campagnes de mesures d'*A. mangium* et *T. grandis* se sont déroulées sur 2 années, en 2003 et en 2004, pendant la saison sèche. Les Acacias ont été mesurés au milieu de la saison sèche de mi-juillet à mi-octobre 2003 et 2004. En ce qui concerne les Tecks, les mesures ont été réalisées en fin de saison, de mi-octobre à fin novembre 2003 et en début de saison sèche, de début juin à mi-juillet 2004. Au cours de ces 2 campagnes, des jeunes arbres d'Acacia et de Teck d'âges différents ont été mesurés (tab. 3-3 et tab. 3-4). Les arbres sont âgés de 1 à 4-5 ans pour les 2 espèces. Dans le cas de l'*A. mangium*, exploité vers 7 ans, des mesures ont pu être effectuées sur 3 arbres de 4.5 ans après les avoir abattus.

Tableau 3-3 Ages des arbres, dates de plantation, dates de mesure et effectifs des troncs et des branches mesurées chez *Acacia mangium* en vue de l'analyse quantitative de l'architecture.

Ages	Plantation (date)	Mesure (date)	Effectif troncs	Effectif branches
1 an	04/2003 (7 mois)	08/2003	20	Toutes les branches des 20 arbres
1 an	04/2004 (7 mois)	08-09/2004	20	Toutes les branches des 10 arbres
22 mois	06/2002 (7 mois)	08-09/2003	10	Toutes les branches des 10 arbres
2 ans	04/2002 (7 mois)	08-09/2003	10	Toutes les branches des 10 arbres
2 ans	04/2003 (7 mois)	08-09/2004	10	10 A2 Verticaux (A2V) 10 A2 Obliques (A2O) 10 A2 Horizontaux (A2H) 10 A3
4.5 ans	07/2000 (≈1 an)	10/2003	3	Sélections de branches

Tableau 3-4 : Ages des arbres, dates de plantation, dates de mesure et effectifs des troncs et des branches mesurées chez *Tectona grandis* en vue de l'analyse quantitative de l'architecture. EN = entre-nœud.

Ages	Plantation (date)	Mesure (date)	Effectif troncs	Effectif branches
15 mois	11/2002 (3 mois)	10/2003	20	-
11 mois	10/ 2003 (3 mois)	06/2004	20	-
23 mois	11/2002 (3 mois)	06/2004	20	-
27 mois	10/2001 (3 mois)	10/2003	20	-
35 mois	10/2001 (3 mois)	06/2004	15	31
4.3 ans	11/1999 (3 mois)	11/2003	16	Toutes les branches des 16 arbres
5 ans	11/1999 (3 mois)	06/2004	-	10 A2 verticaux EN longs 10 A2 horizontaux EN longs 10 A2 horizontaux EN courts 10 A3 verticaux EN longs 10 A3 verticaux EN courts

2.3.2 Protocoles et mesures

2.3.2.1 La croissance

■ Mesures dendrométriques au niveau de l'arbre :

- Hauteur totale de l'axe principal (en centimètre),
- Diamètre basal de l'axe principal (en centimètre),

■ Mesures morphologiques au niveau des axes :

- Longueur totale de l'axe (en centimètre) depuis la base jusqu'à la partie terminale ;
- Diamètre basal (en centimètre) correspondant à la moyenne de 2 mesures perpendiculaires ;
- Angle d'insertion (en degré) des axes d'ordre 2 par rapport à l'axe porteur mesuré à l'aide d'un rapporteur ;
- Nombre d'entre-nœuds ;
- Longueur des entre-nœuds (en centimètre) mesurée entre deux feuilles ou cicatrices de feuilles successives.

Fig. 1

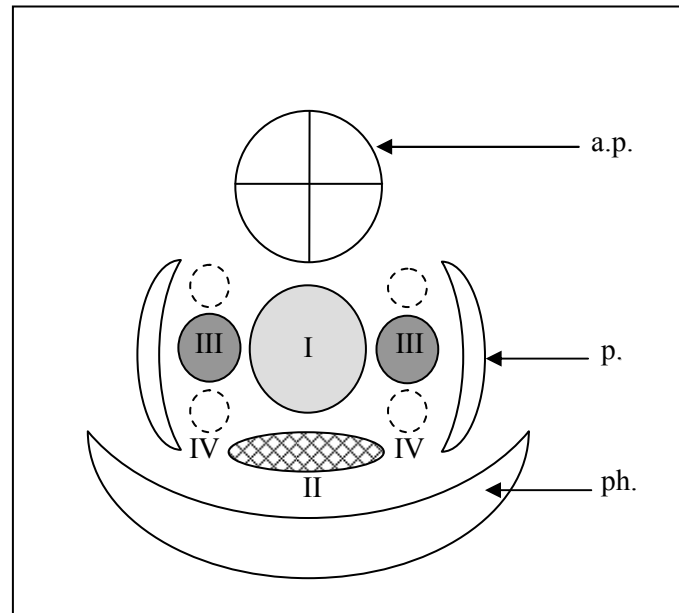


Fig. 2

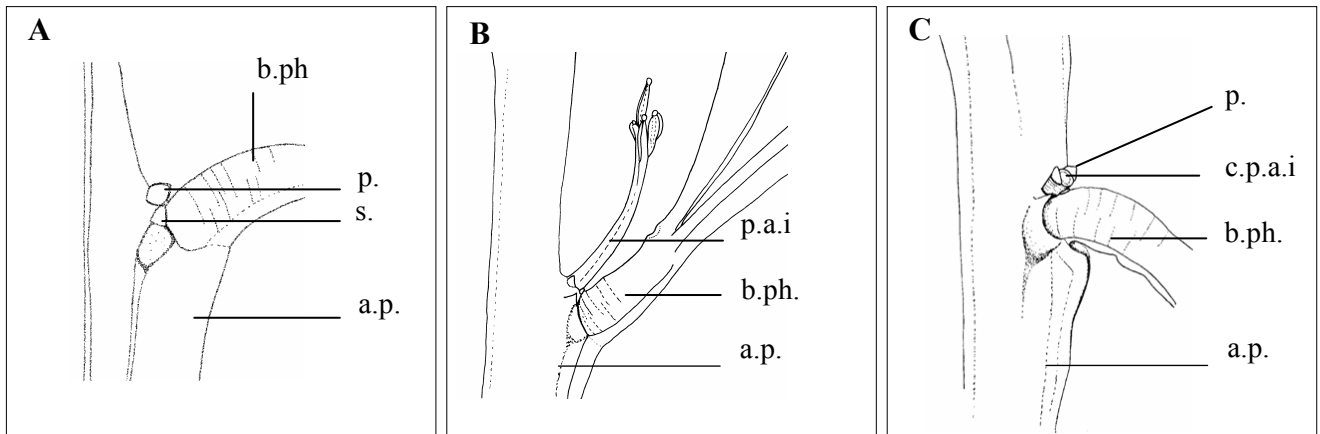


Fig. 3

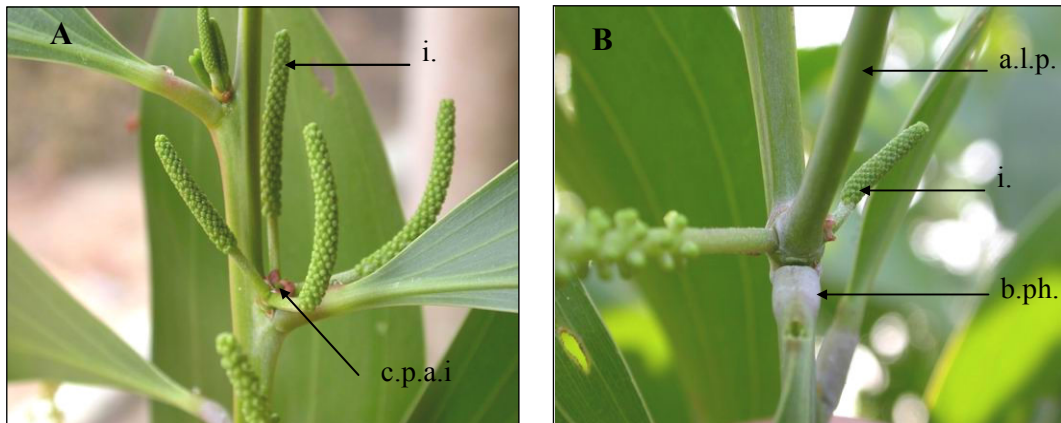


Planche 3-1 : Description des productions axillaires chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Différents points méristématiques situés à l'aisselles du phyllode. I = méristème central initiant un rameau immédiat, II = méristème initiant un rameau à développement différé, III et IV = méristèmes donnant naissance aux inflorescences. a.p. = axe principal, p. = préfeuille et ph. = phyllode.

Figure 2 : Bourgeon (A), petit axe à développement immédiat (B) et cicatrice du petit axe à développement immédiat (C). a.p. = axe principal, b.ph. = base du phyllode, c.p.a.i. = cicatrice du petit axe à développement immédiat, p. = préfeuille, p.a.i. = petit axe à développement immédiat et s. = stipule.

Figure 3 : 4 inflorescences à l'aisselle des 2 préfeuilles (A) et développement simultané d'un axe latéral immédiat et de 2 inflorescences à l'aisselle des 2 préfeuilles (B). a.l.p. = axe latéral principal, b.ph. = base du phyllode, c.p.a.i. = cicatrice du petit axe immédiat et i = inflorescence.

2.3.2.2 La ramification

L'analyse de la ramification a été abordée par l'étude des séquences d'événements botaniques (Guédon *et al.*, 2001; Heuret *et al.*, 2003). Chaque axe a été décrit nœud par nœud comme une séquence d'événements où le rang du nœud constitue le paramètre de l'index et la description des productions axillaires au niveau de chaque nœud correspond à la variable qualitative décrite.

- Description des productions axillaires chez *Acacia mangium*

Chez l'*Acacia mangium*, chaque organe foliaire axile plusieurs méristèmes ayant leur propre potentiel (pl. 3-1 fig. 1). Le méristème central (I), qui est plus gros que les autres méristèmes, nommé « bourgeon nu » (pl. 3-1 fig. 2A), est protégé seulement par 2 préfeuilles en écaille nommé α et β (Bell, 1991). Ce bourgeon donne naissance à un petit axe à développement immédiat (pl. 4-1, fig. 2B). Celui-ci s'élague très rapidement ou évolue en branche charpentière. Lorsque cet axe avorte, celui-ci laisse une cicatrice circulaire entourée par les 2 préfeuilles α et β qui persistent (pl. 3-1, fig. 2C). A l'aisselle de chacune de ces 2 préfeuilles, 2 à 3 zones méristématiques sont présentes (III et IV, pl. 3-1, fig. 1). Elles donnent naissance aux inflorescences (pl. 3-1, fig. 3). Ainsi, 2, 3, 4 (pl. 3-1, fig. 3A) jusqu'à 6 inflorescences se développent au niveau d'un seul nœud. Il n'est pas rare d'observer des inflorescences associées à un axe (pl. 3-1, fig. 3B). Juste en dessous du bourgeon nu apparaît une zone méristématique de forme allongée (nommé II, pl. 3-1, fig.1). Ce méristème initie un rameau à développement différé.

L'analyse des productions axillaires est étudiée pour le méristème central I (tab. 3-5) dans le cas de la ramification immédiate et pour le méristème II dans le cas des rameaux différés.

Tableau 3-5 : Codage des différents types de productions axillaires végétatives présentes pour chaque nœud chez *Acacia mangium*.

Axillaires	Description
« 0 »	Bourgeon nu
« 1 »	Petit axe immédiat
« 2 »	Rameau immédiat
« 3 »	Petit axe immédiat élagué

Fig. 1

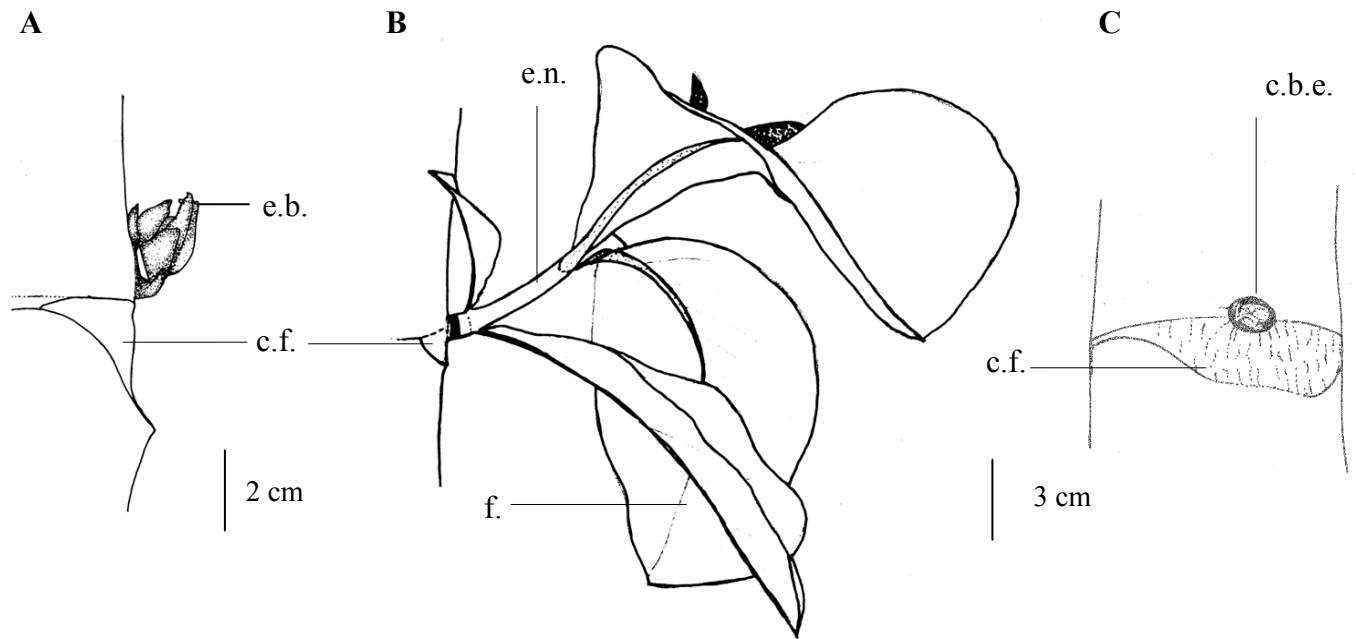


Planche 3-2 : Description des productions axillaires chez *Tectona grandis*.

Figure 1: (A) Bourgeon écailleux latéral, (B) axe latéral et (C) bourgeon écailleux avorté.

c.f. = cicatrice foliaire, c.b.e = cicatrice du bourgeon écailleux, e.b. = ecaille du bourgeon, e.n. = entre-nœud, f. = feuille

- Description des productions axillaires chez *Tectona grandis*

A l'aisselle de chaque feuille du Teck, 4 types de productions axillaires sont décrits pour tous les noeuds visibles des axes : bourgeon écaillé, bourgeon écaillé avorté, rameau court et rameau long, à développement différé d'une année (pl. 3-2). Pour un nœud donné, 2 niveaux de description sont réalisés de par la disposition des feuilles en phyllotaxie opposée-décussée. Ainsi 10 types de productions axillaires (tab. 3-6) ont permis de décrire toutes les combinaisons possibles rencontrées.

Tableau 3-6 : Codage des différents types de productions axillaires présentes à chaque noeud pour *Tectona grandis* âgés de 4.5 ans.

Axillaires	Description
« 0 »	2 bourgeons avortés
« 1 »	1 rameau long différé + 1 bourgeon avorté
« 2 »	2 rameaux longs différés
« 3 »	1 rameau long différé + 1 rameau court différé
« 4 »	1 rameau long différé + 1 bourgeon
« 5 »	2 rameaux courts différés
« 6 »	1 rameau court différé + 1 bourgeon
« 7 »	1 rameau court différé + 1 bourgeon avorté
« 8 »	2 bourgeons
« 9 »	1 bourgeon + 1 bourgeon avorté

Afin de rendre plus lisible l'analyse des productions axillaires certaines variables ont été regroupées. Ainsi, les bourgeons écaillés et les bourgeons écaillés avortés ont été regroupés et nommé « 0 ». La production d'un axe latéral a été regroupée selon le caractère rameau long / rameau court et leur nombre pour chaque noeud (tab. 3-7).

Tableau 3-7 : Codage simplifié des différents types de productions axillaires présentes à chaque noeud chez *Tectona grandis* âgés de 4.5 ans.

Axillaires	Description
« 0 »	Bourgeon et bourgeon avorté ("0")
« 1 »	1 rameau long (RL)
« 2 »	2 rameaux longs (2 RL)
« 3 »	1 rameau court (1 RC)
« 4 »	2 rameaux courts (2 RC)
« 5 »	1 rameau long + 1 rameau court (RL + RC)

- Construction des séquences

Pour un axe donné, les valeurs prises par les variables qualitatives (productions axillaires) sont indexées en fonction de la position du nœud auxquelles elles sont associées au sein de l'axe décrit.

Les séquences de ramification sont construites chez l'*Acacia mangium* pour 10 axes principaux d'arbres âgés de 2 ans et 20 axes d'ordre 2 pour les arbres âgés de 4.5 ans. Ces 20 axes d'ordre 2 résultent d'un tri où seuls les axes n'ayant pas de traumatismes, de mortalité d'apex et ayant un nombre d'entre-nœuds égal et supérieur à 60 ont été sélectionnés. Le type de production axillaire associé au bourgeon central chez *Acacia mangium* sont : (0) bourgeon nu, (1) petit axe immédiat, (2) branche immédiate et (3) petit axe immédiat élagué.

Les modalités d'expression de la ramification ont été étudiées chez *Tectona grandis* pour 16 unités de croissance des arbres âgés de 4.5 ans n'ayant aucun traumatisme. Les modalités des productions axillaires sont : (0) bourgeon, (1) 1 rameau long, (2) 2 rameaux longs, (3) 1 rameau court, (4) 2 rameaux courts et (5) 1 rameau long et 1 rameau court.

2.4.3 Les méthodes d'analyse

2.4.3.1 Codage et extraction des données : utilisation d'AMAPmod

Les données recueillies pour l'*Acacia* et le *Teck* ont été saisies sous le logiciel Excel suivant un codage topologique (Godin *et al.*, 1997). Ce code préserve l'information topologique d'une plante et représente l'arbre sous forme d'un graphe auquel sont associées toutes les mesures effectuées (Godin et Caraglio, 1998). Il s'agit d'un graphe arborescent multi-échelle (MTG : Multi-scale Tree Graphs, Godin and Caraglio 1998) qui décrit non seulement la topologie des plantes mais aussi associe, à chaque entité botanique mesurée, des attributs qualitatifs et quantitatifs. L'exploration de ces graphes multi-échelles est accessible par le langage AML (AMAP Modeling Language) ou AML-Python. L'extraction d'échantillons de données a été réalisée à l'aide du logiciel AMAPmod (Godin *et al.*, 1999b) puis exportés sous Excel pour leurs représentations graphiques.

2.4.3.2 Analyse des paramètres morphologiques

L'*Acacia mangium*, qui a une croissance continue, est décrit au niveau axe et entre-nœud. *Tectona grandis*, qui a une croissance rythmique, est décrit au niveau axe, unité de croissance et entre-nœud.

- Description des axes selon le rang du nœud porteur

Dans le cas de l'*A. mangium*, où aucune unité de croissance n'est visible, la description des caractéristiques des différentes catégories d'axes est réalisée selon le rang du nœud porteur depuis la base jusqu'à la partie terminale des axes. La longueur moyenne des axes, le diamètre basal moyen, les angles moyens d'insertion, le nombre moyen de branches, le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne des entre-nœuds sont calculés.

En ce qui concerne *Tectona grandis*, seule la longueur des entre-nœuds est indiquée en fonction du rang du nœud porteur depuis la base jusqu'au sommet de l'axe.

- Corrélation entre le nombre de nœuds de l'axe porté et le nombre de nœuds au-dessus de celui-ci sur l'axe porteur

Dans le cas de l'*Acacia mangium*, qui a un développement immédiat de ces axes, le rapport de rythme est analysé entre les axes portés et porteurs. Des corrélations entre le nombre de nœuds des axes latéraux (ordre n) et le nombre de nœuds de leur axe porteur (ordre $n-1$) au-dessus de leur insertion a été effectuée pour l'ensemble des A2 (par rapport aux A1) des arbres âgés de 1, 2 et 4.5 ans, l'ensemble des A3 (par rapport aux A2) des arbres âgés de 2 et 4.5 ans et des A4 (par rapport aux A3) des arbres âgés de 2 et 4.5 ans.

- Distribution des longueurs, diamètres et nombre d'entre nœuds

Pour un groupe d'unités de croissance morphologiquement similaires chez *Tectona grandis*, la distribution de la longueur, du diamètre et du nombre d'entre nœud est calculée. Les ajustements de ces distributions sont réalisés par des lois binomiales ou binomiales négatives (Guédon et Costes, 1997). Ces ajustements unimodaux ou bimodaux ont permis d'individualiser respectivement un ou deux sous-échantillons initialement mélangés dans l'échantillon.

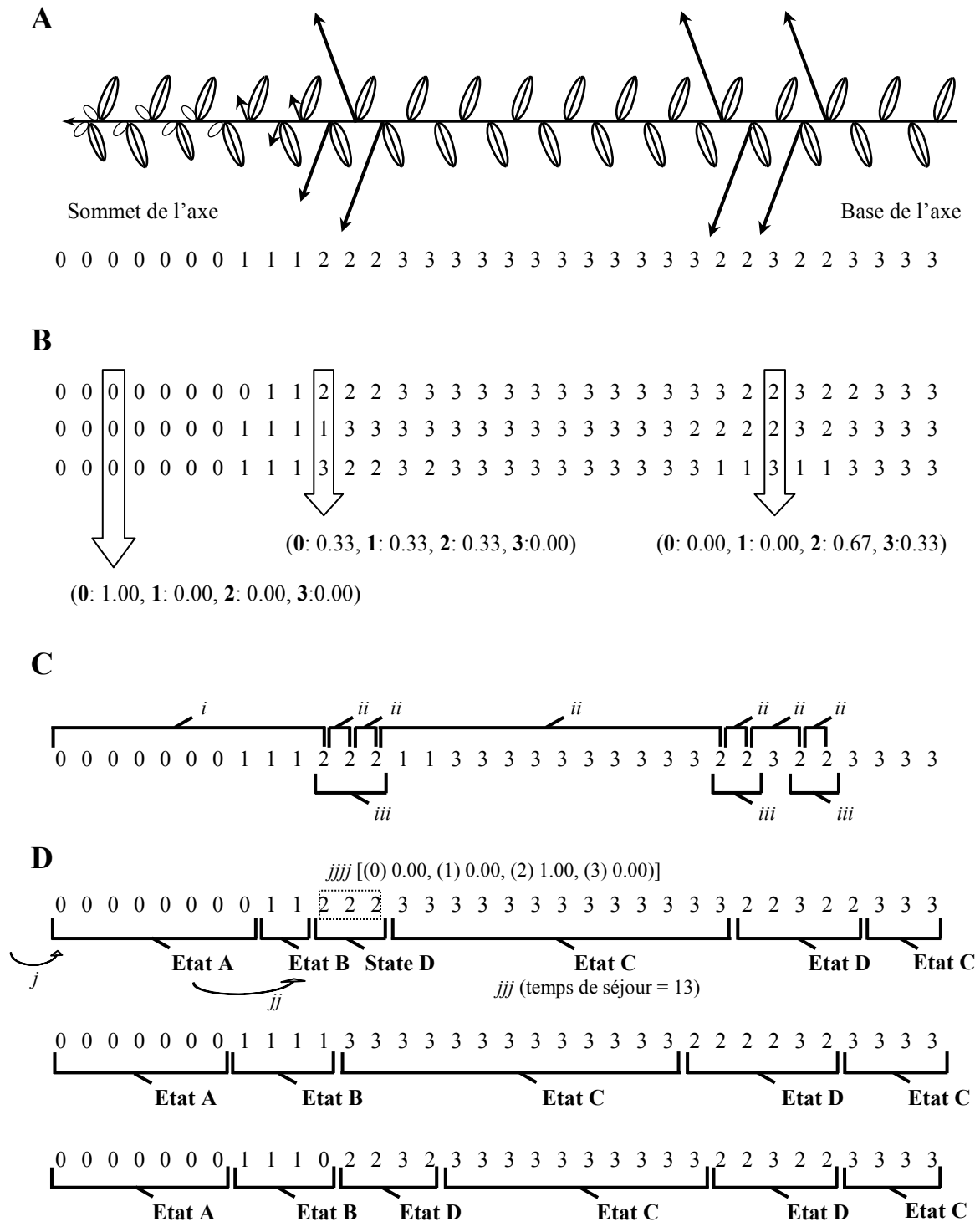


Planche 3-3 : Description des productions axillaires chez *Acacia mangium*.

(A) Représentation des productions axillaires pour 1 portion d'axe sous forme de séquences d'événements selon les modalités suivantes (0) bourgeon nu, (1) petit axe immédiat, (2) rameau immédiat et (3) petit axe immédiat avorté. (B) Caractéristiques du point de vue intensité pour 3 séquences : la fréquence des différents événements est calculée pour chaque rang du nœud le long de l'axe. (i) 10 transitions avant la première occurrence de l'événement "2", (ii) 6 temps de retour de longueur 1, 1, 12, 1, 2 et 1, (iii) 3 séries de longueurs respectives 3, 2 et 2 (7 occurrence dans la séquence). (C) Extraction des points de vue intervalles et comptage. (D) Exemple de segmentation des 3 séquences d'événements en zones homogènes. (*j*) Etat initial (toujours l'état A dans l'exemple), (*jj*) Transition de l'état A vers l'état B, (*jjj*) Temps de séjour dans l'état C et (*jjjj*) Observation dans l'état D.

- Comparaison des distributions

La comparaison des distributions est réalisée par le test non paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon (Saporta, 1990) au seuil de 95%. Les moyennes sont indiquées avec leur intervalle de confiance à 95%.

2.4.3.3 Répartition des productions axillaires le long des axes

- L'analyse exploratoire

La description qualitative des types de production axillaire selon le rang du nœud forme une séquence d'événements (Guédon *et al.*, 2001; Heuret *et al.*, 2003). La dynamique d'une séquence est visualisée en représentant les probabilités d'observation des valeurs prises par la variable décrite en fonction de l'index. La structure des séquences peut s'apprécier au travers de différents points de vue. Ces points de vue font ressortir les propriétés des séquences telles que leur dynamique ou le caractère agrégé d'une observation. Ces points de vue sont illustrés sur l'exemple de séquences construites à partir des axes de l'*Acacia mangium* (pl. 3-3).

- Le point de vue « intensité » permet d'apprécier la dynamique des séquences. Pour l'ensemble des séquences, la fréquence d'observation de chaque événement est calculée pour chaque index.
- Le point de vue « intervalle » consiste à extraire 3 différents types d'intervalles : (i) le nombre de transitions avant la première occurrence donnée (i.e. le nombre de nœud avant la première branche), (ii) le nombre de transitions pour retourner à un événement donné après avoir quitté celui-ci, nommé « temps de retour » (i.e. nombre de nœud pour retrouver une autre branche) et (iii) le nombre d'occurrence successive d'un événement donné, nommé « série » ou « temps de séjour » (i.e. nombre de succession de branche).
- Le point de vue « comptage » consiste à distinguer (i) le nombre de séries d'un événement donné par séquence (i.e. nombre de branche pour chaque série) et (ii) le nombre d'occurrence d'un événement donné par séquence (i.e. nombre total de branche de la séquence).

- Modélisation de l'organisation de la ramification : semi-chaines de Markov cachées

Le processus de ramification des axes chez l'*Acacia mangium* est modélisé par des processus markoviens. Dans le cas de séquences non-stationnaires (ce qui est le cas pour l'*Acacia*) la modélisation se réalise via les semi-chaines de Markov cachées (Guedon, 1998; Guédon *et al.*, 2001; Heuret *et al.*, 2003). Celles-ci sont particulièrement adaptées pour analyser des séquences composées de zones successives homogènes.

Le modèle se compose de deux niveaux : (i) une semi chaîne de Markov qui traduit le temps de séjour dans un état et les modalités de succession entre les états ; (ii) des probabilités d'observation des différents événements associés aux états. Une séquence discrète n'est alors pas directement générée par la semi chaîne de Markov mais indirectement par des lois, dites d'observation, attachées aux états de la semi chaîne de Markov. Les états correspondent alors aux zones successives qui caractérisent l'entité botanique.

Une semi chaîne de Markov cachée à J états se définit par les paramètres suivants :

- des probabilités initiales ;
- des probabilités de transitions ;
- des lois d'occupation associées aux états non-absorbants ;
- des probabilités d'observation associées aux états.

2.5 Présentation des résultats

Dans un premier temps, l'architecture et ses variations seront abordées afin de déterminer la séquence de développement endogène de chacune des 2 espèces. Pour l'*Acacia mangium*, le suivi de croissance va permettre de comprendre la dynamique de croissance et d'allongement des axes, des entre-nœuds et des feuilles. Puis dans un deuxième temps, les paramètres morphologiques mesurés et décrits permettent de quantifier les modalités de croissance et de ramification des 2 espèces. Une troisième partie, concernant la comparaison des modalités de croissance et de ramification des deux espèces, sera abordée. Puis, une synthèse sera proposée sur les lois de croissance et les paramètres de ramification des axes de l'*Acacia mangium* et de *Tectona grandis*.

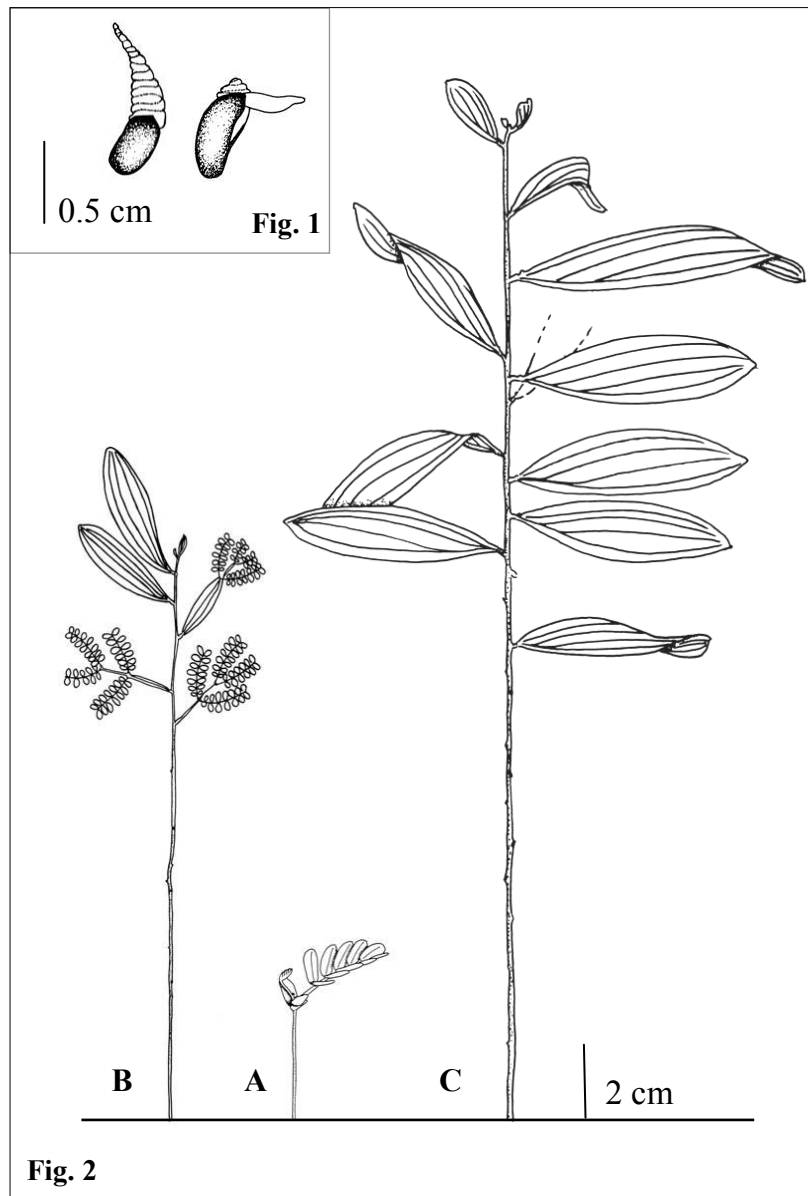


Planche 3-4 : Architecture de l'*A. mangium* : la plantule.

Figure 1: Graines présentant un élaiosome orange.

Figure 2 : (A) Détail d'une germination avec les 2 cotylédons simples et la première feuille composée pennée, (B) Jeune plantule caractérisée par une évolution de la forme des feuilles à partir des feuilles composées pennées, bipennées jusqu'aux phyllodes et (C) Plantule constituée uniquement de phyllodes.

3 Analyse architecturale et quantitative de la croissance et du développement de l'*Acacia mangium*

3.1 Architecture et variabilité

3.1.1 La plantule

La plantule d'*Acacia mangium*, issue de la germination d'une graine présentant un élaiosome¹ (pl. 3-4, fig. 1), est constituée d'un axe aérien épigé, orthotrope, à phyllotaxie spiralee d'indice $2/5^{\text{ième}}$. Seule la paire de cotylédons a une disposition opposée décussée (pl. 3-4, fig. 2A). Les premières feuilles, disposées au-dessus des cotylédons, sont composées pennées puis bipennées. Très rapidement, d'une feuille à l'autre, il y a une évolution de la forme foliaire (pl. 3-4, fig. 2B). La régression du limbe foliaire s'accompagne d'un aplatissement et d'une augmentation en surface du rachis² pour donner un rachis aplati. Celui-ci porte le nom de phyllode (pl. 3-4, fig. 2C). Cette structure foliaire sera conservée toute la vie de l'arbre. A la base du phyllode, qui est stipulé, il y a présence d'un nectaire extra-floral³. Chaque phyllode axile un méristème axillaire unique entouré par 2 écailles molles.

L'évolution de la forme foliaire, depuis les feuilles composées jusqu'aux phyllodes, s'accompagne en parallèle d'une évolution de la phyllotaxie qui passe de $2/5^{\text{ième}}$ à $3/8^{\text{ième}}$.

3.1.2 Le jeune arbre : édification du tronc et des branches

L'axe principal (axe A1), orthotrope à croissance monopodiale, est composé d'une succession de nœuds foliaires séparés par des entre-nœuds de longueur croissante au fur et à mesure de son développement (pl. 3-5, fig. 1). Au niveau de l'apex, le méristème terminal est protégé par quelques ébauches foliaires (pl. 3-5, fig. 2). Les phyllodes deviennent de plus en plus grands en fonction du rang du nœud porteur et à leur aisselle le bourgeon nu (pl. 3-5, fig. 4A) se développe immédiatement pour donner un petit axe (pl. 3-5, fig. 3 et fig. 4B, 4C). Toutefois, ces petits axes immédiats donnent soit une branche soit s'élagent pour laisser une petite cicatrice circulaire entourée des 2 écailles (pl. 3-5, fig. 4D). Sur la totalité des petits axes mis en place, seuls quelques-uns situés dans la même zone vont se développer préférentiellement

¹ Structures sécrétant des huiles sur les graines de nombreuses plantes, leur fonction est ordinairement d'attirer les fourmis (Bell, 1991).

² Pour les espèces du genre *Acacia*, les phyllodes ne correspondent pas à l'aplatissement des pétioles, mais plutôt à celui du rachis (Bell, 1991).

³ Structure glandulaire qui sécrète des solutions sucrées (Bell, 1991).

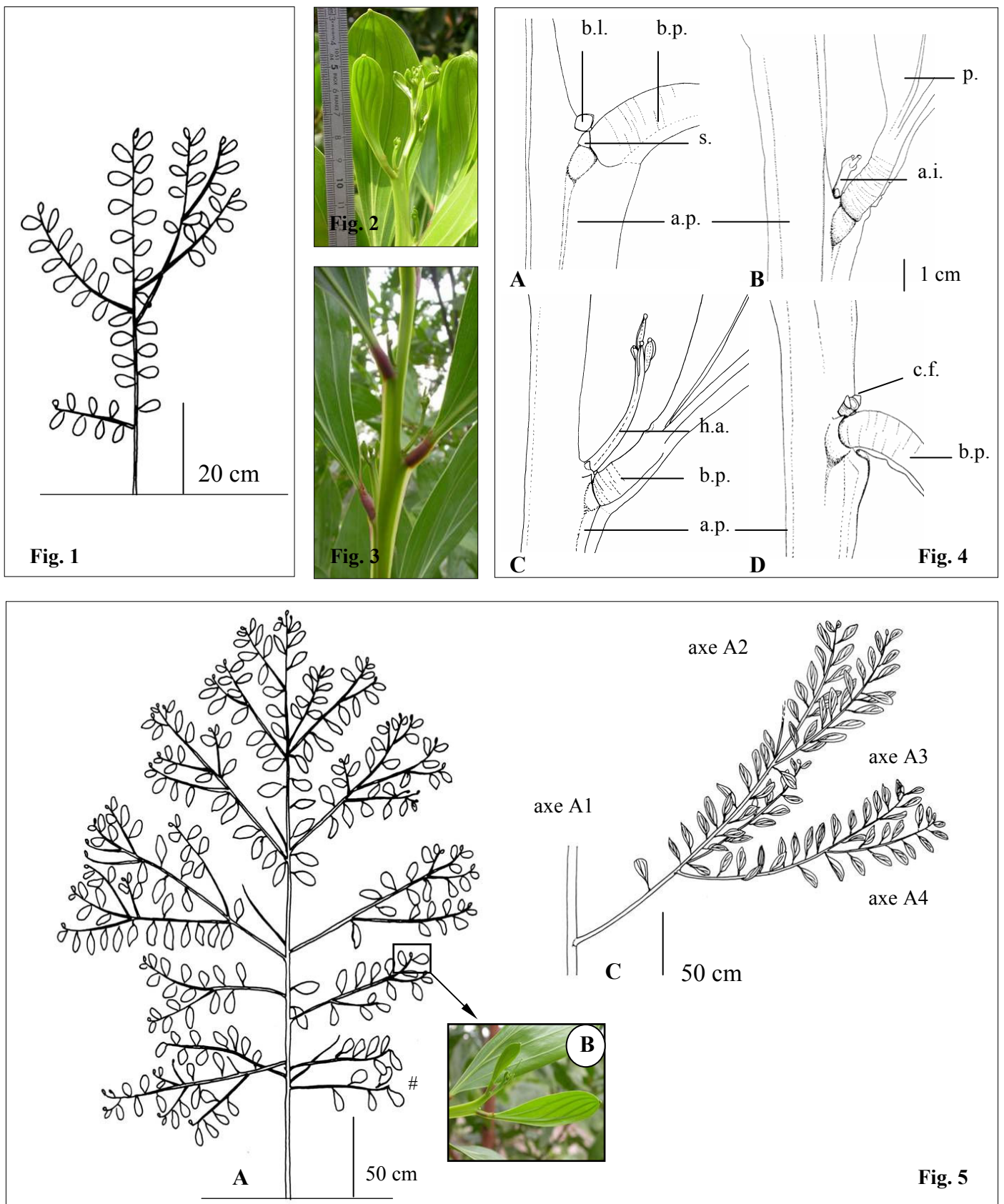


Planche 3-5 : Architecture de l'*A. mangium* : le jeune arbre ramifié.

Figure 1 : Arbre âgé d'un an.

Figure 2 : Partie terminale de l'axe principal montrant les nombreuses ébauches foliaires.

Figure 3 : Portion de l'axe principal montrant le développement immédiat de rameaux.

Figure 4 : Les productions latérales: bourgeon latent (A), développement immédiat d'un petit axe (B), développement de ce petit axe en rameau immédiat (C) et élagage de ce petit axe se traduisant par une cicatrice circulaire (D) a.i. = axe immédiat, a.p. = axe principal, c.f. = cicatrice foliaire entourée des 2 préfeuilles α et β , b.l. = bourgeon latent, b.p. = base du phyllode, h.a. = hypopodium apparent, p. = phyllode, s. = stipule.

Figure 5 : Arbre âgé de 2 ans (A), détail de la partie distale redressée d'une branche (B) et branche ramifiée avec le développement prépondérant des rameaux en position hypotone (C).

pour donner une branche (axe A2). Ainsi, le tronc est caractérisé par des alternances de zones ramifiées et de zones non ramifiées. La ramification chez l'*Acacia mangium* est potentiellement continue mais les branches sont visibles qu'à certains endroits suite au phénomène d'élagage naturel des petits axes immédiats.

A la base du rameau (pl. 3-5, fig. 4C), deux petites préfeuilles opposées (α et β) sont visibles. Ces préfeuilles correspondent aux 2 écailles citées précédemment. Au-dessus de celles-ci, un entre-nœud long est présent et est nommé d'hypopodium apparent (Bell, 1991). Ce dernier renseigne le caractère immédiat de la ramification.

Les branches sont orthotropes monopodiales à phyllotaxie spiralée d'indice 3/8ème. Les premières branches mises en place sont non ramifiées et à l'aisselle de chaque phyllode un méristème axillaire entouré des 2 écailles est visible. Dans la partie médiane de la couronne, les branches sont de plus en plus ramifiées jusqu'à l'ordre 4 (pl. 3-5, fig. 5C). Au fur et à mesure de la croissance du tronc, les branches les plus âgées s'affaissent jusqu'à atteindre l'horizontalité (pl. 3-5, fig. 5A). Parmi les branches horizontales, très peu ramifiées, certaines ne sont plus en croissance tandis que d'autres, qui le sont encore, ont la partie terminale de l'axe courbée vers le haut (pl. 3-5, fig. 5A, 5B). L'affaissement progressif des rameaux accentue la forme pyramidale de la couronne de l'arbre.

Certaines branches, situées dans la partie basale ou médiane de la couronne, sont plus verticales que les branches voisines. Elles sont caractérisées par un diamètre plus élevé et un degré de ramification supérieur (ordre 5). Elles sont d'autant plus verticales que les axes ultimes sont présents. Ces axes verticaux et vigoureux ont le même comportement que le tronc, ceux-ci sont appelés réitérats totaux immédiats.

La mise en place des rameaux d'ordre 3 sur les branches se fait, tout comme chez le tronc, de manière rythmique. Les rameaux A3 se développent préférentiellement en position inférieure (hypotone) ou latérale de l'axe porteur (pl. 3-5, fig. 5A). Très peu de rameaux se mettent en place en position supérieure, et s'ils sont présents ces derniers sont de petite taille et très peu ramifiés. Les rameaux en position inférieure sont longs et portent les rameaux A4.

Les premières inflorescences apparaissent dès que l'arbre a mis en place des axes d'ordre 4. Elles se développent en position latérale ce qui n'empêche pas la continuité de la croissance de l'axe.

L'unité architecturale

A ce stade de développement, l'*Acacia mangium* a une forme pyramidale élancée et présente une structure simple entièrement hiérarchisée autour du tronc. L'*Acacia mangium* exprime son unité architecturale composée par 4 catégories d'axes (tab. 3-8). Le jeune arbre présente un tronc orthotrope à croissance continue et des branches orthotropes se développant de manière rythmique. Ce type de développement est très proche du modèle architectural d'Attimis avec une ramification rythmique.

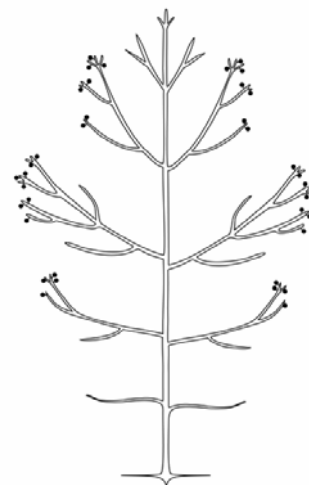


Tableau 3-8 : Caractéristiques des différentes catégories d'axes chez *Acacia mangium*.

	Tronc	Branches	Rameaux	Ramilles
Direction de croissance	Orthotrope	Orthotrope	Orthotrope	Orthotrope
Croissance	Continue	Continue	Continue	Continue
Phyllotaxie	Alterne spiralée	Alterne spiralée	Alterne spiralée	Alterne spiralée
Ramification	Immédiate	Immédiate	Immédiate	Non ramifié
Durée de vie	Longue	Longue	Moyenne	Courte
Sexualité	Pas de sexualité	Latérale	Latérale	Latérale

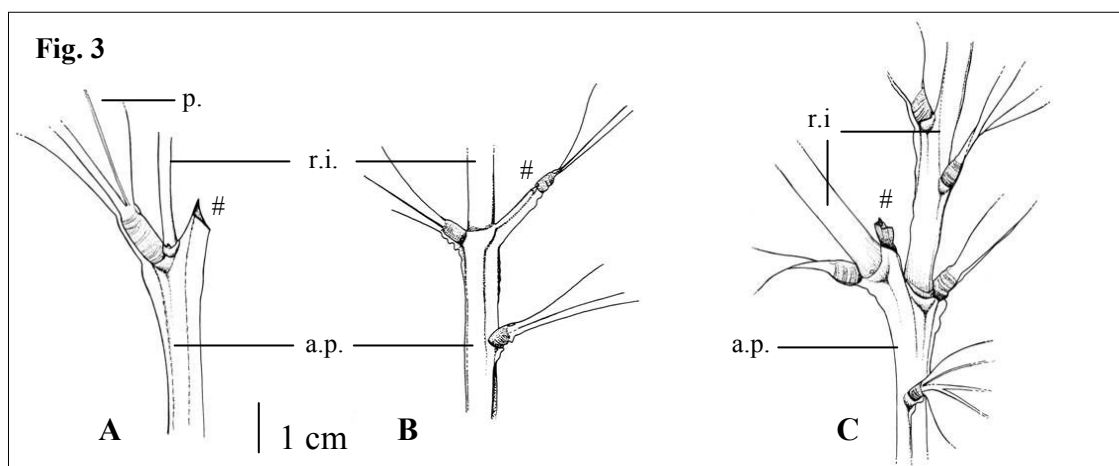
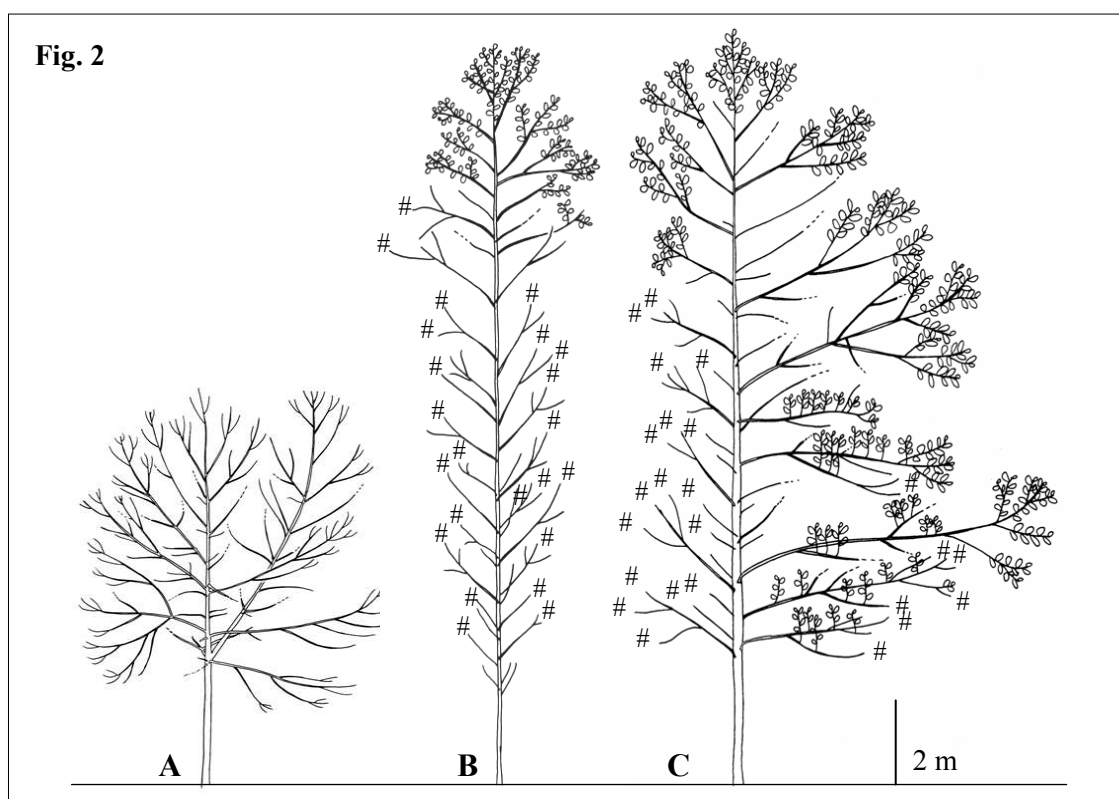
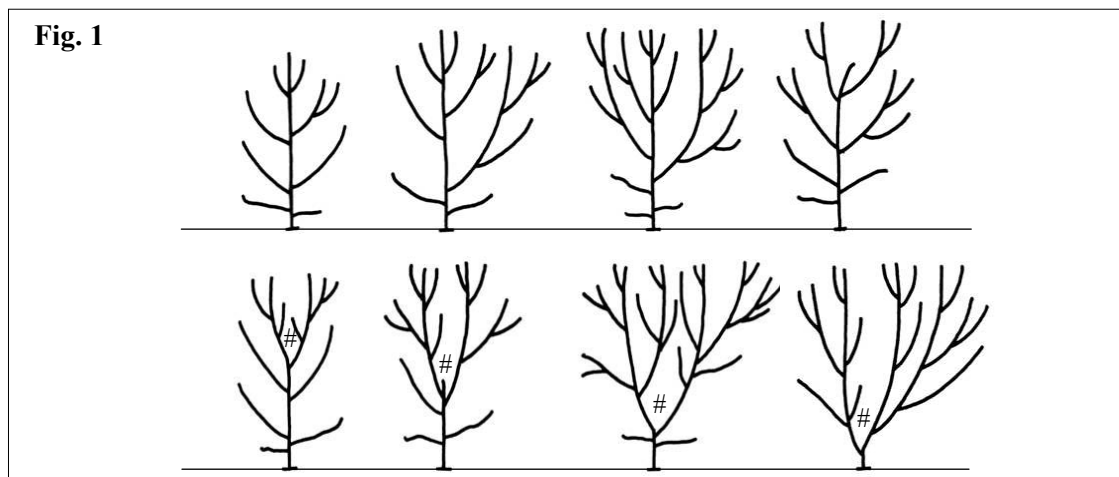


Planche 3-6 : Architecture de l'*A. mangium* : la variabilité architecturale du jeune arbre.

Figure 1 : Formes observées chez les arbres âgés de 2 ans en situation agroforestière.

Figure 2 : Formes d'arbres âgés d'environ 3 ans en conditions (A) arbre isolé, (B) arbre en plantation dense situé au milieu de la parcelle ou (C) en périphérie de parcelle. # = mortalité d'apex.

Figure 3 : Réponses morphologiques suite à la section de la partie terminale de l'axe. Développement d'1 (A et B) ou de 2 rameaux immédiats (C). a.p. = axe principal, p. = phyllode, r.i. = rameau immédiat.

3.1.2.4 Variabilités architecturales

- Variations de la forme liées aux génotypes

Les arbres âgés de 1 an montrent très peu de variabilité dans leur architecture. Par contre, ceux âgés de 2 et 3 ans peuvent avoir des formes variées. Le développement de réitérats séquentiels apparaît très tôt chez cette espèce sans qu'il y ait de traumatisme (pl. 3-6, fig. 1) Ces réitérats s'identifient nettement des branches séquentielles par leur direction de croissance verticale et leur degré de ramification plus élevé.

- Variations liées aux conditions de plantation

Isolés, les Acacias sont de petite taille et leur couronne est de forme arrondie (pl. 3-6, fig. 2A). En plantation dense (1*1 m), ils ont un port très élancé, des branches de faible longueur et diamètre. Seul le tiers supérieur de la couronne est vivant (pl. 3-6, fig. 2B). Les arbres situés en bordure de cette plantation dense ont une couronne dissymétrique (pl. 3-6, fig. 2C). Cette dissymétrie concerne non seulement la longueur, le diamètre et le degré de ramification des banches mais aussi le nombre de feuilles sur les axes.

Ainsi, selon les conditions environnementales et culturelles, les couronnes d'Acacias ont des formes différentes tout en gardant un mode de développement identique.

- Variations liées à un traumatisme

Suite à un traumatisme subit au niveau de l'axe principal des réitérats se développent (pl. 3-6, fig. 3). La poursuite de la croissance se fait en général par plus de 2 réitérats. Si, après la mortalité de l'apex, la poursuite de la croissance est réalisée par un seul relais au niveau du nœud immédiatement au-dessous de la mortalité (pl. 3-6, fig. 3A, B) alors ce relais forme une continuité avec l'axe porteur et le traumatisme passera inaperçu quelques années plus tard. Deux relais (voire plus) peuvent aussi se développer (pl. 3-6, fig. 3C) ce qui provoque la formation d'une fourche.

Fig. 1

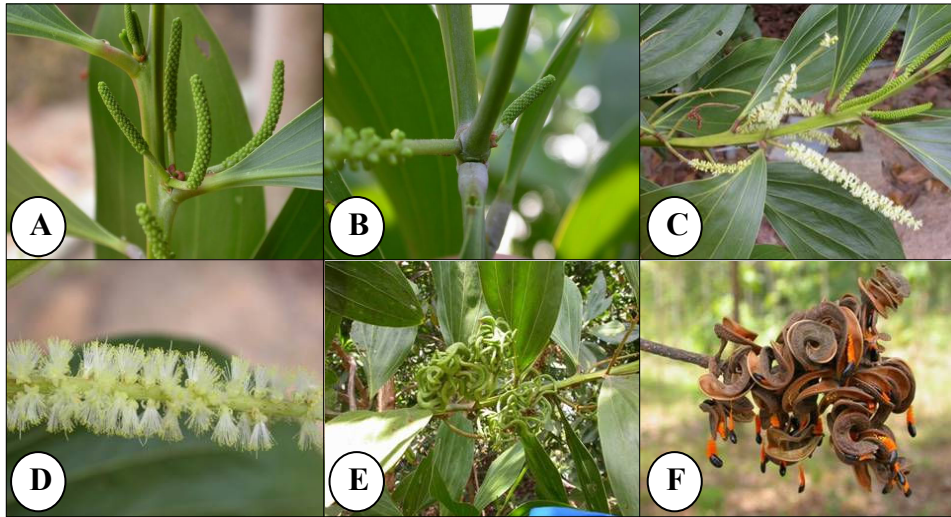


Fig. 2

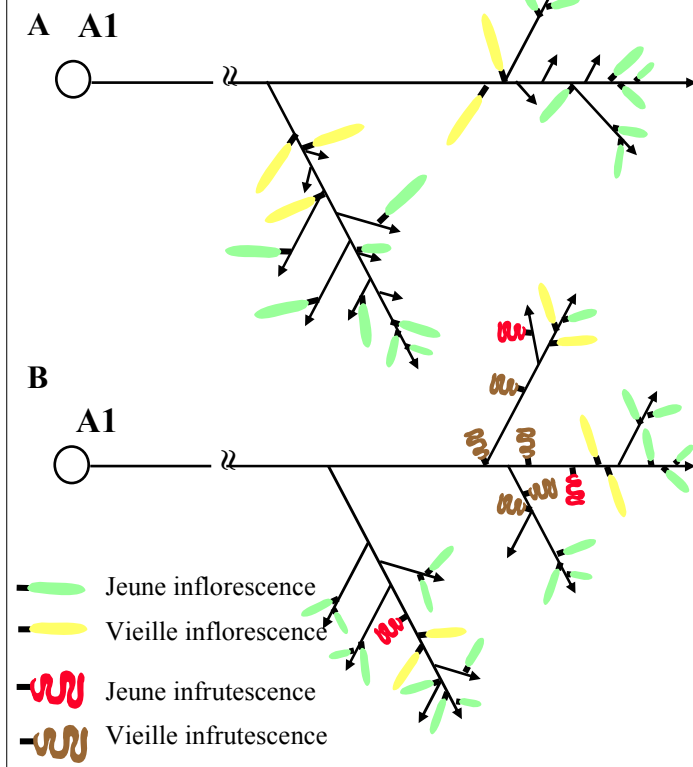


Fig. 3

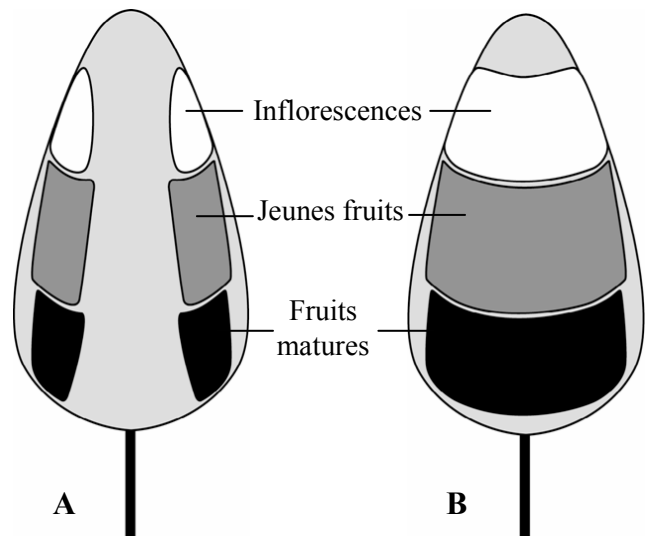


Planche 3-7 : Architecture de l'*A. mangium* : l'expression de la sexualité.

Figure1: Inflorescences à l'aisselle des préfeuilles α et β et maturation jusqu'aux infrutescences. (A) développement de 4 inflorescences à l'aisselle des préfeuilles, (B) développement de 2 inflorescences et d'un rameau immédiat, (C) différents degrés de maturation des inflorescences, (D) fleurs de l'inflorescence, (E) jeune infrutescence présentant des gousses vertes entremêlées et (F) déhiscence des infrutescences matures et libération des graines.

Figure2 : Position et degré de maturation des inflorescences et des infrutescences (A) branche en position médiane et (B) branche en position basale dans la couronne.

Figure 3 : Position et degré d'épanouissement des inflorescences et des infrutescences au niveau de la couronne de l'arbre en vue de profil (A) et en vue de face (B).

3.1.3 L'arbre adulte : édification de la cime

3.1.3.1 Expression de la sexualité

- Au niveau du nœud

Dans la majorité des cas, 2 inflorescences se développent à l'aisselle des préfeuilles α et β . Ceci signifie que les inflorescences se développent à la base des rameaux d'ordre supérieur. Il n'est pas rare de voir 4 inflorescences (pl. 3-7, fig. 1) et très rarement 6 se développer sur le même nœud.

- Au niveau des axes

Les inflorescences se développent simultanément sur les différentes catégories d'axes (pl. 3-7, fig. 2A, 2B). La zone portant les inflorescences est très étendue et ces dernières se développent simultanément avec les rameaux d'ordre supérieur.

Les axes d'ordre ultimes, de petit diamètre, qui portent des inflorescences ont une durée de vie courte correspondant à la période de maturité des fruits (pl. 3-7, fig. 1E, 1F).

- Au niveau de la couronne

Les inflorescences sont situées dans la partie médiane et basse de la couronne. La partie haute de l'axe principal ne porte pas d'inflorescence (pl. 3-7, fig. 3A, 3B). Les inflorescences apparaissent sur les axes d'ordre 2, 3 et 4. Ainsi sur l'ensemble des couronnes, un gradient net de maturité s'observe avec la présence de fruits matures à la base, de jeunes fruits dans la partie médiane et de fleurs dans la partie supérieure de la couronne (pl. 3-7, fig. 3A, 3B).

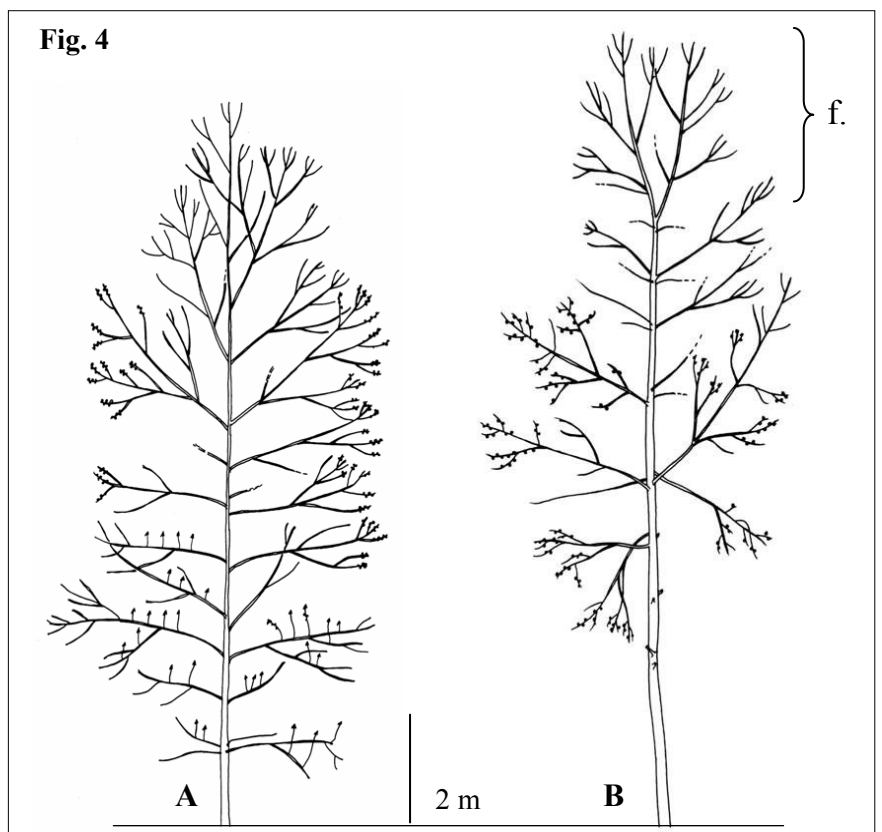
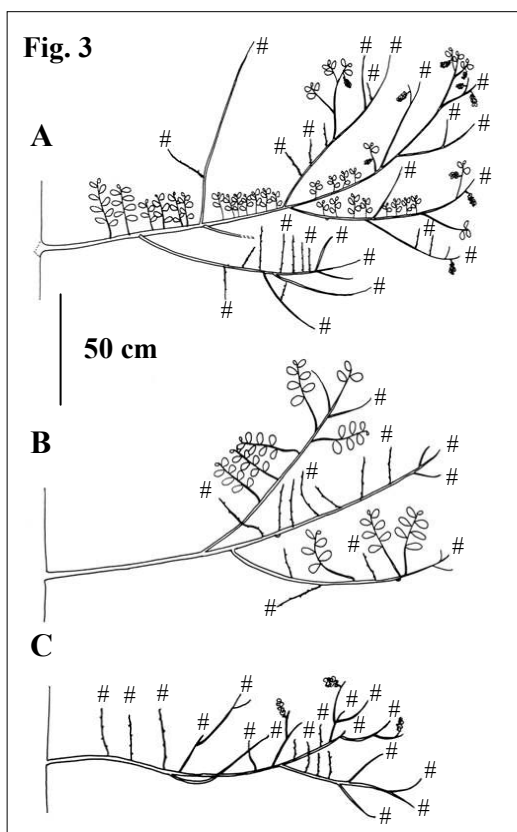
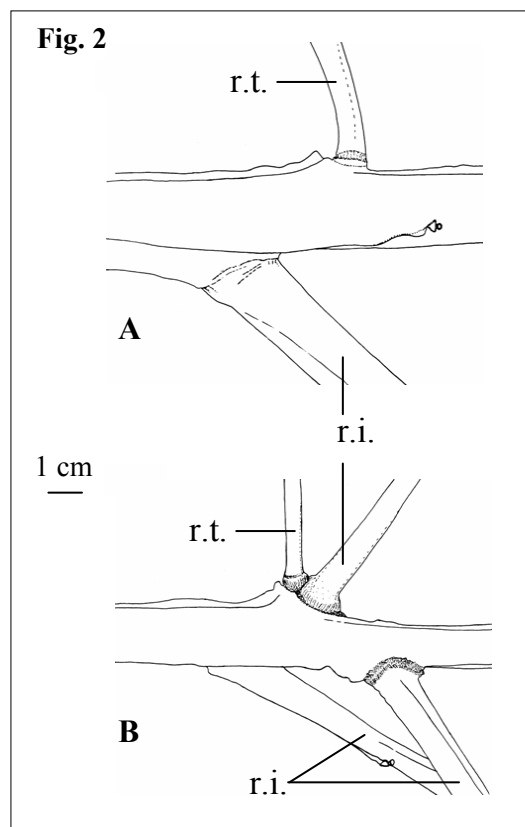
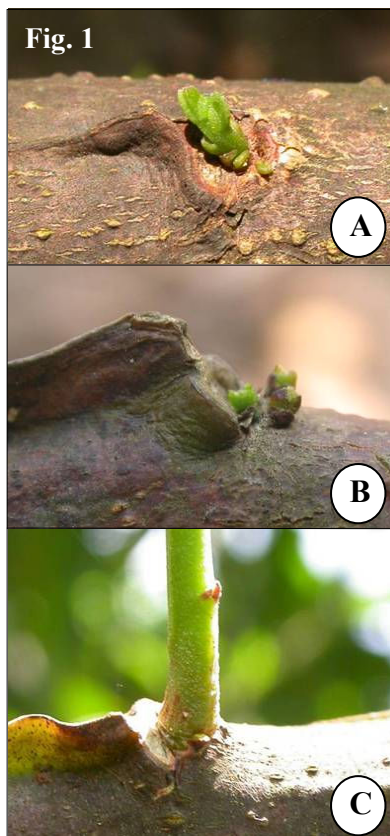


Planche 3-8 : Architecture de l'*A. mangium* : les arbres adultes âgés de 5-6 ans.

Figure 1 : Ramification différée au niveau du nœud. Le rameau différé prend naissance soit (A) au niveau du bourgeon surnuméraire situé entre la cicatrice foliaire et la cicatrice de l'axe immédiat tombé soit (B) à l'aisselle des préfeuilles α et β . (C) Détail de la base d'un rameau différé.

Figure 2 : Les rameaux différés se développent au niveau d'un nœud sans (A) ou avec un rameau immédiat (B). r.i. = rameau immédiat, r.t. = rameau tardif.

Figure 3 : Morphologie des branches basses. (A) mort (#) des axes immédiats et de quelques rameaux tardifs sur des axes d'ordre 3, (B) mort de tous les rameaux tardifs sur l'axe d'ordre 2 et (C) mort de tous les rameaux immédiats et tardifs.

Figure 4 : *A. mangium* âgé de 5-6 ans avec la présence de rameaux différés sur les branches basses (A) et le développement d'une fourche dans la partie terminale de la couronne (B). f = fourche.

3.1.3.2 Manifestation de la ramification tardive

- Modalité de développement

Les rameaux différés prennent naissance soit au niveau du bourgeon surnuméraire situé entre la cicatrice du petit axe élagué et la cicatrice foliaire (pl. 3-8, fig. 1A) soit à l'aisselle des préfeuilles α et β (pl. 3-8, fig. 1B). Ces derniers sont reconnaissables sur les branches basses horizontales à obliques par leur direction de croissance verticale, un diamètre plus petit et une couleur d'écorce plus claire en comparaison à l'axe porteur ou aux rameaux de même ordre à développement immédiat (pl. 3-8, fig. 1C, 2A, 2B).

Ces rameaux tardifs, se développent sur les axes lorsque ces derniers présentent de nombreuses mortalités. Ces derniers ne se développent pas suite à un traumatisme ou à un changement de conditions lumineuses mais font partie intégrante de la séquence de développement de l'Acacia. L'apparition des rameaux à développement différé, sur la partie supérieure de la branche porteuse (pl. 3-8, fig.4), se réalise pour tous les Acacias observés sans exception. Ces rejets commencent à se développer lorsque la branche est âgée d'environ 3 ans et quelles que soient les conditions lumineuses.

Avec la croissance, les rameaux différés se ramifient et s'affaissent sous leur propre poids. Au cours du vieillissement ces derniers dépérissent. Il ne restera au final que des axes secs qui persistent de nombreuses années sur le tronc.

- Répartition des rameaux différés sur les branches basses

Les rameaux différés se développent principalement sur les axes d'ordre 2 et 3 situés dans la partie basale de la couronne. Un gradient de taille est visible, sur ces axes, avec les rameaux différés les plus longs dans la partie proximale et les plus courts dans la partie distale (pl. 3-8, fig. 4A). Aussi, les rameaux différés peuvent se développer simultanément au niveau de la partie médiane des branches et des rameaux d'ordre 3. Ils viennent en remplacement des rameaux d'ordre 3 et 4. Lorsque les branches et les axes d'ordre 3 et 4 sont secs, les rameaux tardifs persistent pendant un certain temps et renforcent le caractère « feuillage persistant » de l'*Acacia mangium*.

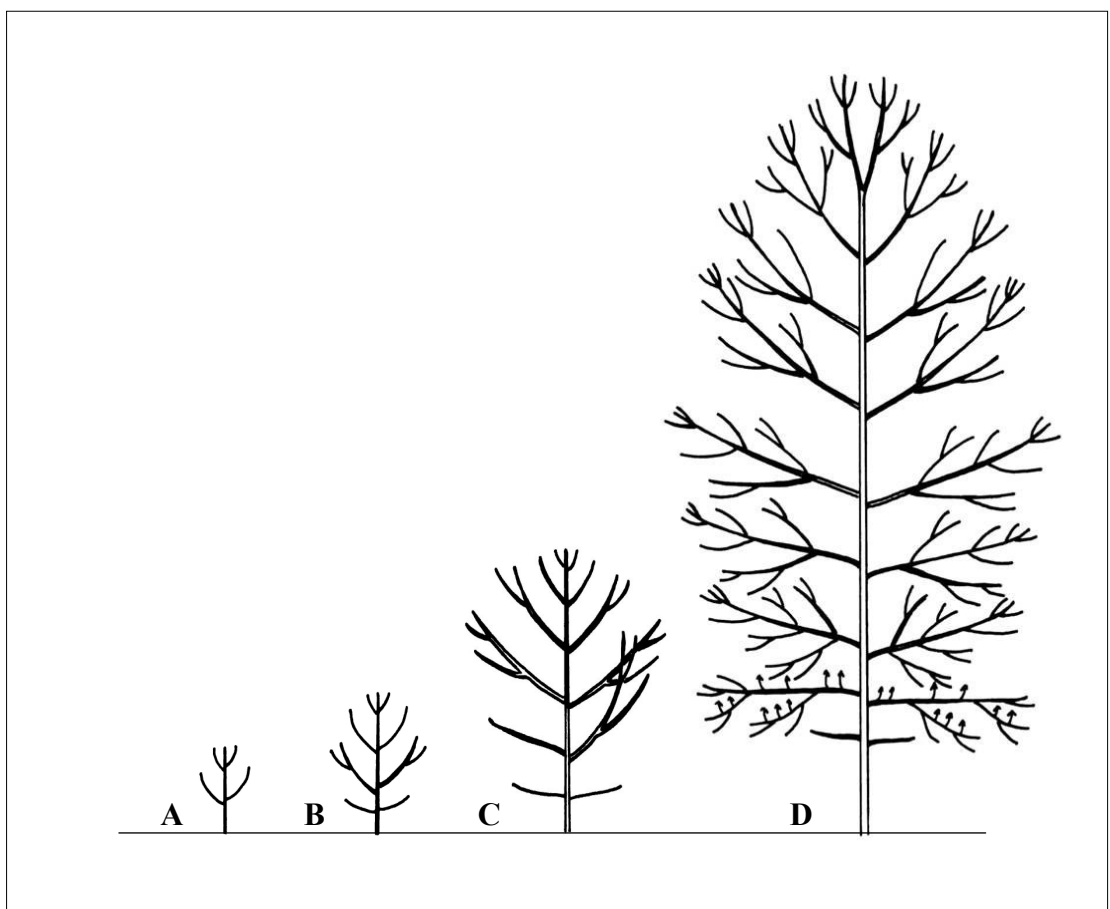


Planche 3-9 : Séquence de développement de l'*Acacia mangium*.

A : Jeune arbre monopodial à phyllotaxie spiralée et à croissance continue, portant les première branches.

B : Jeune arbre caractérisé par 2 ordres de ramification.

C : Arbre adulte caractérisé par 3 ordres de ramification. L'arbre exprime son unité architecturale.

D : Edification de la cime : la partie basale de la couronne possède des branches peu ramifiées et mortes ; puis au-dessus les branches horizontales ont de nombreux rameaux différenciés sur la partie supérieure des axes d'ordre 2 et 3 ; la partie médiane de la couronne est caractérisée par des branches obliques ramifiées jusqu'à l'ordre 4 ; et dans la partie haute de la couronne apparaît la première fourche permettant l'ouverture de la cime, début de la métamorphose architecturale.

3.1.3.3 Ouverture de la cime

L'axe principal de l'*Acacia* poursuit son développement en initiant des entre-nœuds longs. Les branches ramifiées vieillissantes du bas de la couronne, envahies par les rameaux différés, meurent et persistent sur le tronc pendant une longue période (pl. 3-8, fig. 5C). L'élagage naturel des axes d'ordre 2 chez l'*Acacia mangium* est rare.

Agés de 5-6 ans, le tronc unique (pl. 3-8, fig. 5A) des Acacias forme une fourche (pl. 3-8, fig. 5B). Celle-ci est constituée de 2 axes équivalents ayant une origine différente. L'un d'eux est la continuité du tronc, tandis que l'autre est issu du redressement d'une branche à développement immédiat. Tout comme le tronc, cette branche latérale a une direction de croissance verticale. La ramification, rythmique, se fait au même niveau sur les 2 axes de la fourche. Cette branche latérale dont le développement est similaire à celui du tronc est un complexe réitéré total immédiat. Le sommet de la couronne de l'arbre s'arrondie.

3.1.4 Séquence de développement de l'*Acacia mangium*

L'*Acacia mangium* montre un tronc orthotrope, monopodial, à phyllotaxie alterne spiralée et à croissance continue (pl. 3-9). Il met en place des branches à développement immédiat qui vont se complexifier par une augmentation des catégories d'axes au cours de la croissance.

Les branches, tout comme le tronc, ont un développement orthotrope, monopodial et à phyllotaxie alterne spiralée. La répartition de branches, potentiellement continue, se réalise de manière rythmique le long des axes porteurs par phénomène d'élagage naturel des petits axes immédiats. Au fur et à mesure de la croissance, les branches les plus âgées s'affaissent et perdent de la vigueur. Il apparaît alors des rameaux différés orientés verticalement sur la face supérieure des branches basses. La partie médiane de la couronne est caractérisée par des branches obliques constituées de 3 catégories d'axes (A3, A4 et A5). La partie terminale de l'arbre, quant à elle, s'arrondit par le développement d'une fourche.

Fig. 1

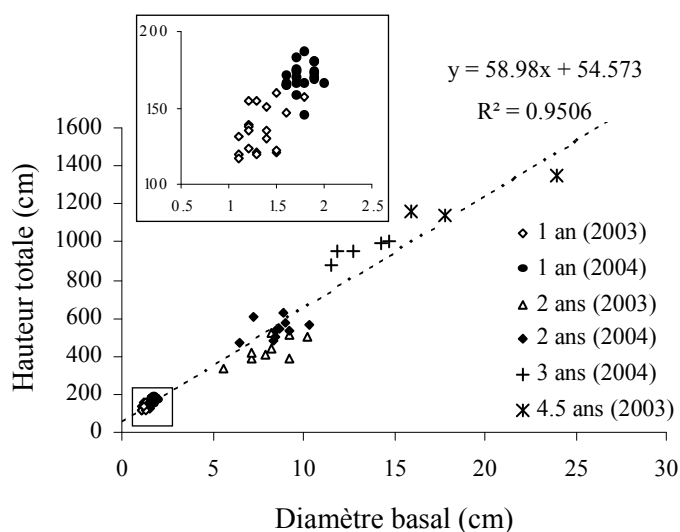


Fig. 2

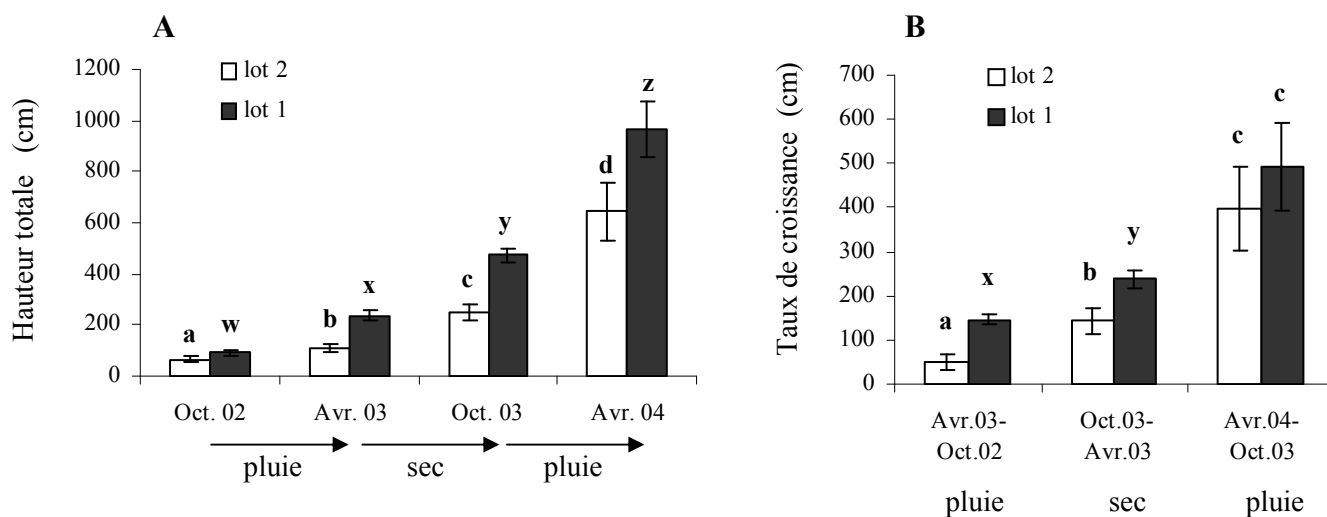


Planche 3-10 : Caractéristiques de l'axe principal (A1) chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Relation entre la hauteur totale et le diamètre à la base d'arbres âgés de 1 à 4.5 ans mesurés en 2003 et 2004.

Figure 2 : Hauteur totale des arbres, plantés en avril 2002 (lot 1) et en juin 2002 (lot 2), d'octobre 2002 à avril 2004 (A) et taux d'accroissement en longueur pour des périodes de 6 mois pour chacun des 2 lots. Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b, c, d et w, x, y et z. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%.

3.2 Modalités de croissance et de ramification

3.2.1 Hauteur totale, diamètre à la base et nombre de branches du tronc

Les Acacias âgés de 1 an à 4.5 ans, mesurés en 2003 et 2004, ont une très forte augmentation de leur dimension (tab. 3-9 et pl. 3-10, fig. 1). Les différentes populations mesurées sur 2 années consécutives pour un même âge donné sont statistiquement de hauteur totale et de diamètre à la base différents (tab. 3-9). Les arbres mesurés en 2003 sont significativement plus petits que ceux mesurés en 2004. Les arbres âgés de 1 an se distinguent par un diamètre basal significativement plus gros en 2004 comparé à 2003 alors que chez les arbres âgés de 2 ans aucune différence significative n'apparaît. La relation entre la hauteur totale et le diamètre à la base (pl. 3-10, fig. 1) s'organise entre chacune des différentes populations de manière linéaire avec un coefficient de corrélation de 0.95 ($P < 0.0001$).

Tableau 3-9 : Caractéristiques des axes principaux d'*Acacia mangium* en terme de hauteur totale en cm (\pm IC 5%), diamètre à la base en cm (\pm IC 5%), nombre d'axe d'ordre 2 (\pm IC 5%) et hauteur de la première branche en cm (\pm IC 5%). Les comparaisons des distributions, réalisées par le test de Mann-Whitney-Wilcoxon, sont représentées par les lettres a, b, c, d, e, f, g. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change d'une population à l'autre, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. E = Effectif, H = Hauteur, D = Diamètre, N = Nombre, * Les branches ont été élaguées mécaniquement. ** Le nombre de branches des arbres âgés de 4.5 ans a été indiqué pour les 3 arbres.

	E	H. totale (cm)	D. basal (cm)	N. d'A2	H. du 1 ^{ère} A2 (cm)
1 an (2003)	20	136.92 \pm 6.81a	1.40 \pm 0.08a	6.55 \pm 1.05a	32.30 \pm 10.78a
1 an (2004)	20	170.26 \pm 4.04b	1.82 \pm 0.05b	5.6 \pm 1.11b	68.91 \pm 7.41b
22 mois (2003)	10	225.55 \pm 23.78c	3.17 \pm 0.48c	16.5 \pm 2.83c	40.07 \pm 15.21a
2 ans (2003)	10	417.54 \pm 50.30d	8.12 \pm 0.84d	37.3 \pm 5.78d	30.77 \pm 7.96a
2 ans (2004)	10	543.4 \pm 32.34e	8.56 \pm 0.64d	29.5 \pm 4.78e *	68.25 \pm 11.72b *
3 ans (2004)	5	958 \pm 44f	12.9 \pm 2.2e	-	-
4.5 ans (2003)	3	1216.33 \pm 205.7g	14.11 \pm 3.5e	(82, 48, 49) **	142.96 \pm 19.16c *

Le nombre total de branches augmente de manière significative avec l'âge de l'arbre (Tab. 3-9). Pour un âge donné, 1 an et 2 ans, les arbres décrits en 2003 ont significativement plus de branches que les arbres décrits en 2004. Toutefois, quelques arbres de 2 ans décrits en 2004 ont subi de l'élagage mécanique tout comme ceux de 4.5 ans.

3.2.2 Comparaison de l'allongement des axes en fonction de la saison de plantation

Les arbres du lot 1 (plantés en fin de saison des pluies) ont une hauteur totale significativement plus grande comparée aux arbres du lot 2 (plantés en début de saison sèche)

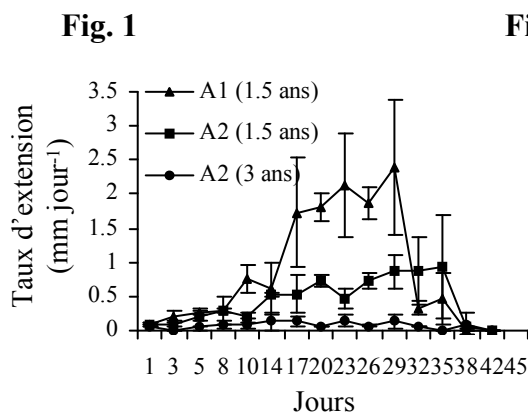


Fig. 4

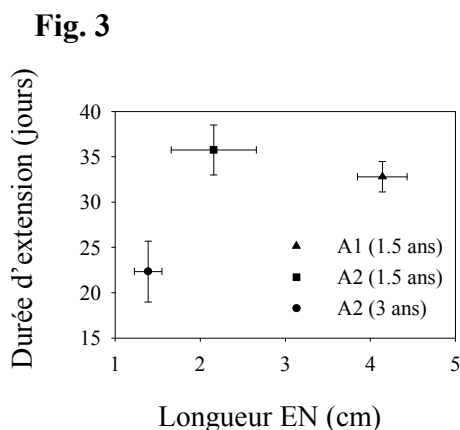
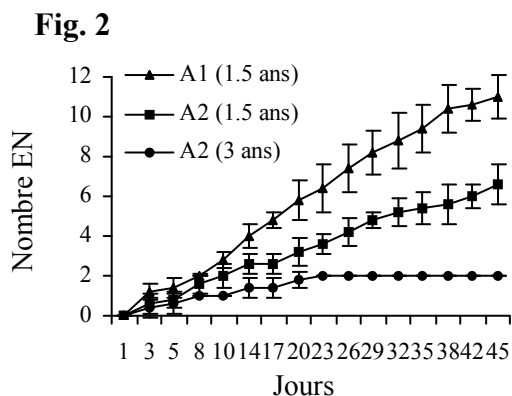
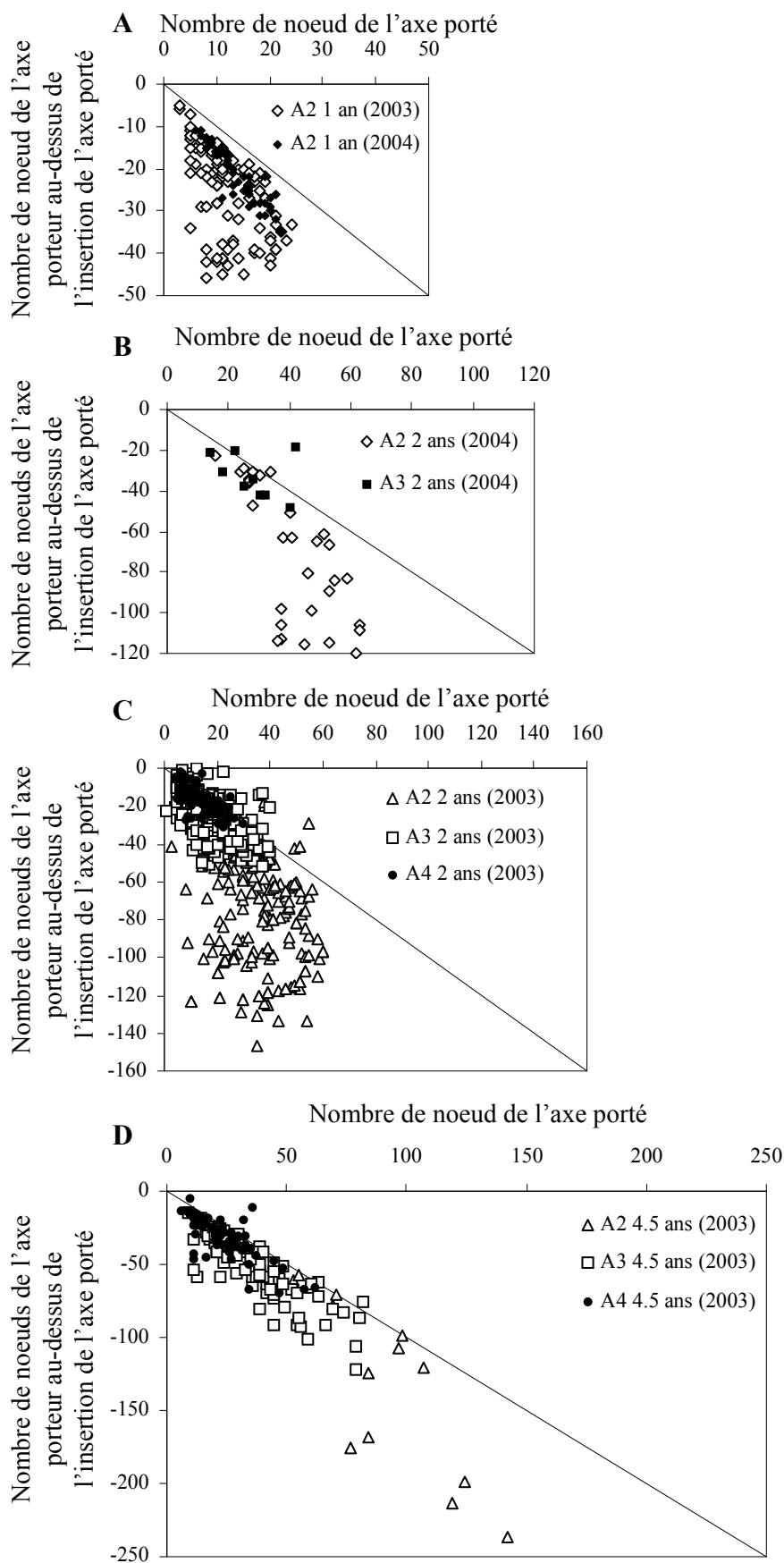


Planche 3-11: Emission et allongement des entre-nœuds et rapport de rythme chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Taux d'extension moyen (\pm IC 5%) du nœud pour l'axe principal des arbres âgés de 1.5 ans et les branches pour les arbres âgés de 1.5 ans et 3 ans.

Figure 2 : Nombre d'entre-nœuds moyen (\pm IC 5%) cumulé au cours de la période de 45 jours pour l'axe principal des arbres âgés de 1.5 ans et les axes d'ordre 2 pour les arbres âgés de 1.5 ans et 3 ans.

Figure 3 : Durée d'extension moyen (\pm IC 5%) et longueur moyenne (\pm IC 5%) de l'entre-nœud pour l'axe principal des arbres âgés de 1.5 ans et les axes d'ordre 2 pour les arbres âgés de 1.5 ans et 3 ans.

Figure 4 : Corrélation entre le nombre de nœuds des axes latéraux (ordre n) et le nombre de nœuds de leur axe porteur (ordre n-1) au-dessus de leur insertion pour les arbres âgés de 1 an (A), 2 ans en 2004 (B), 2 ans en 2003 (C) et 4.5 ans (D).

selon les différentes périodes de mesure (pl. 3-10, fig. 2A). Le taux de croissance durant chacun des 6 mois (d'octobre 2002 à avril 2003 et d'avril 2003 à octobre 2003) est significativement plus élevé pour les arbres du lot 1 comparé aux arbres du lot 2 (pl. 3-10, fig. 2B). Aucune différence significative n'apparaît pour la dernière période de mesure d'octobre 2003 à avril 2004.

3.2.3 Emission et allongement des entre-nœuds selon différentes catégories d'axes et l'âge des arbres

Le taux d'extension des entre-nœuds de l'axe principal des arbres de 1.5 ans atteint un maximum moyen de 2.5 mm par jour (pl. 3-11, fig. 1). Ce taux est supérieur en comparaison aux branches des arbres âgés de 1.5 ans et de 3 ans avec respectivement un taux d'extension de 1 mm et 0.4 mm par jour.

La durée d'extension des entre-nœuds en fonction de la longueur finale des entre-nœuds varie significativement entre les types d'axes et l'âge de l'arbre (pl. 3-11, fig. 2). Les entre-nœuds de l'axe principal, ayant une longueur moyenne de 4 cm, mettent 33 jours en moyenne pour s'allonger. Les entre-nœuds des branches des arbres âgés de 1.5 ans, de longueur moyenne de 2.2 cm, ont une durée d'extension moyenne de 35 jours. Les entre-nœuds des branches des arbres de 3 ans ont une longueur de 1.4 cm et un taux d'extension moyen de 23 jours.

Sur toute la durée de l'étude (45 jours) le nombre total de nœuds mis en place est significativement plus élevé pour l'axe principal que sur les branches des arbres âgés de 1.5 ans et de 3 ans avec respectivement 11, 6 et 2 nœuds (pl. 3-11, fig. 3).

3.2.4 Rapport de rythme entre le tronc, les branches et les rameaux

Quel que soit l'ordre de ramification de l'axe considéré et l'âge de l'arbre, le nombre de nœuds de l'axe est corrélé positivement au nombre de nœuds de l'axe porteur au-dessus de son insertion (pl. 3-11, fig. 4). Les branches situées dans la partie haute de la couronne ont un nombre d'entre-nœuds proche de celui de l'axe porteur au-dessus de l'insertion avec le nuage de point proche de la droite $y=x$. Dans la partie distale des axes porteurs, la mise en place de nouveaux nœuds se fait au même rythme sur tous les axes d'un même arbre. Dans la partie médiane et basale de l'axe principal, les écarts entre le nombre de nœuds des axes portés et celui de l'axe porteur s'accroissent. Avec l'augmentation du degré de ramification, axes d'ordre 2, 3 et 4, le rapport de rythme entre l'axe porteur et porté est similaire avec le nuage de points plus centré autour de la droite $y=x$ (pl. 3-11, fig. 4B, C, D).

Fig. 1

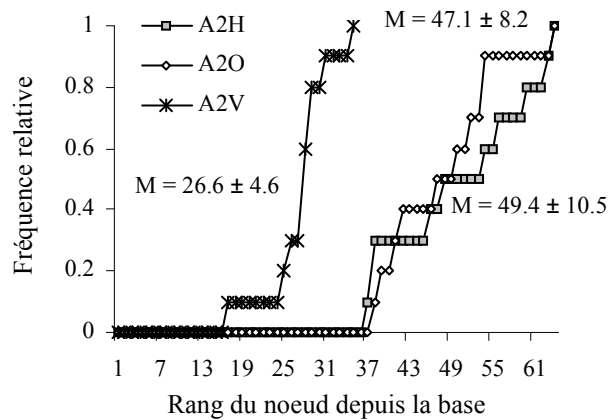


Fig. 2

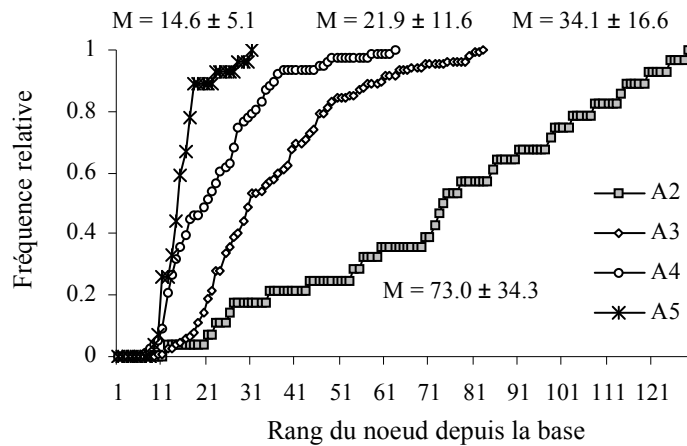


Planche 3-12 : Nombres d'entre-nœuds des différentes catégories d'axes chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Fonction cumulative du nombre de nœuds pour les axes d'ordre 2 horizontaux (A2H), obliques (A2O) et verticaux (A2V) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 2 : Fonction cumulative du nombre de nœuds selon le rang du nœud pour les axes d'ordre 2, 3, 4 et 5 chez les arbres âgés de 4.5 ans.

3.2.5 Nombre et longueur moyenne des entre-nœuds des différentes catégories d'axes selon l'âge des arbres

L'axe principal des arbres âgés de 1 an est constitué en moyenne de 52 et 56 entre-nœuds respectivement pour l'année 2003 et 2004 (tab. 3-10). Agé de 2 ans, le nombre moyen d'entre-nœuds augmente de plus du double (tab. 3-10). A 4.5 ans l'axe principal est caractérisé par 258 entre-nœuds en moyenne pour les 3 arbres mesurés. Les branches d'ordre 2 chez l'Acacia âgé de 2 ans (en 2004) situées en position basale (A2B) et médiane (A2M) de la couronne ont un nombre d'entre-nœuds similaire. Celles-ci sont caractérisées par un minimum de 37-38 entre-nœuds et un maximum de 62-63 entre-nœuds (pl. 3-12, fig. 1). Les branches situées dans la partie haute de la couronne (A2S), en croissance, ont un minimum de 17 entre-nœuds et un maximum de 33 entre-nœuds lors de la date de mesure. Une décroissance très nette du nombre d'entre-nœuds apparaît avec l'augmentation du degré de ramification chez les arbres de 4.5 ans (pl. 3-12, fig. 2).

Tableau 3-10 : Caractéristiques des axes principaux d'*Acacia mangium* en terme de nombre d'entre-nœuds (\pm IC 5%), longueur des entre-nœuds en cm (\pm IC 5%), longueur des entre-nœuds non ramifié en cm (\pm IC 5%) et longueur des entre-nœuds ramifiés en cm (\pm IC 5%). Les comparaisons des distributions, réalisées par le test de Mann-Whitney-Wilcoxon, sont représentées par les lettres a, b, c, d, e, x et y. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change d'une population à l'autre, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. E = Effectif, EN = entre-nœuds, L. EN = Longueur des entre-nœuds.

	E	Nombre EN	L. EN (cm)	L. EN non ramifié (cm)	L. EN ramifié (cm)
1 an (2003)	20	52.5 \pm 4.2 a	2.8 \pm 0.09 a	2.76 \pm 0.1 a(y)	3.67 \pm 0.24 a(x)
1 an (2004)	20	56.1 \pm 4.0 a	3.09 \pm 0.08 b	2.99 \pm 0.08 b(y)	3.96 \pm 0.13 b(x)
22 mois (2003)	10	68.4 \pm 12.8 b	2.96 \pm 0.12 a	2.75 \pm 0.12 a(y)	3.63 \pm 0.22 a(x)
2 ans (2003)	10	130.9 \pm 14.2 c	3.46 \pm 0.09 c	3.36 \pm 0.11 c(y)	3.75 \pm 0.16 a(x)
2 ans (2004)	10	159.8 \pm 15.4 d	3.66 \pm 0.06 d	3.60 \pm 0.07 d(y)	3.92 \pm 0.11 b(x)
4.5 ans (2003)	3	285.6 \pm 14.7 e	4.28 \pm 0.09 e	3.09 \pm 0.08 b(y)	4.38 \pm 0.18 c(x)

La longueur moyenne des entre-nœuds de l'axe principal augmente significativement en fonction de l'âge de l'arbre (tab. 3-10). Les longueurs moyennes des entre-nœuds des nœuds ramifiés sont significativement plus longues que celles des nœuds non ramifiés (tab. 3-10).

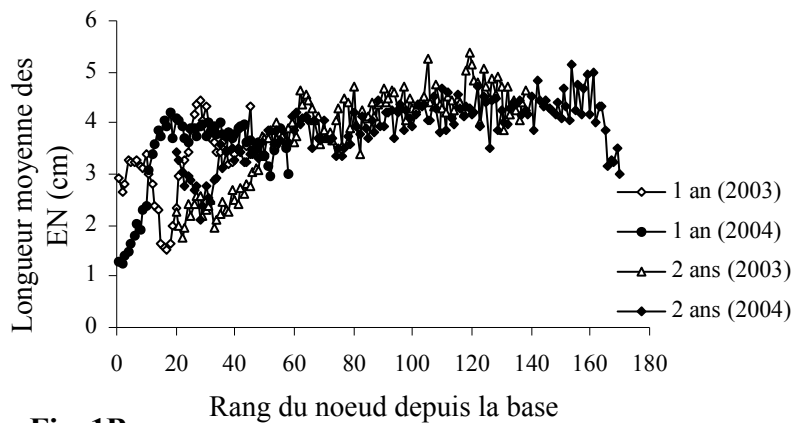
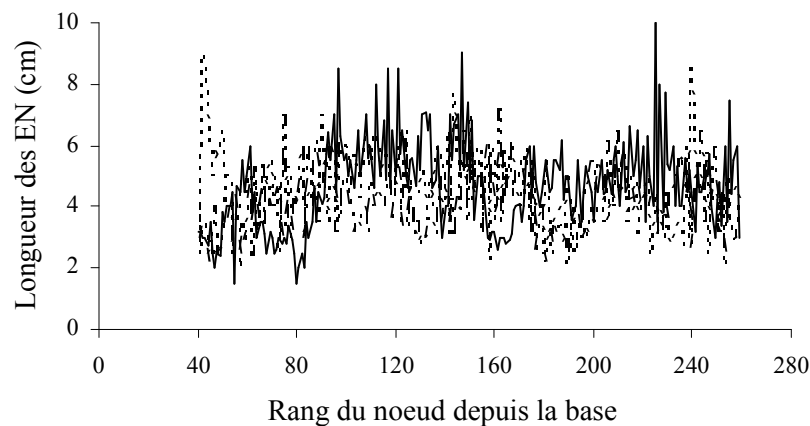
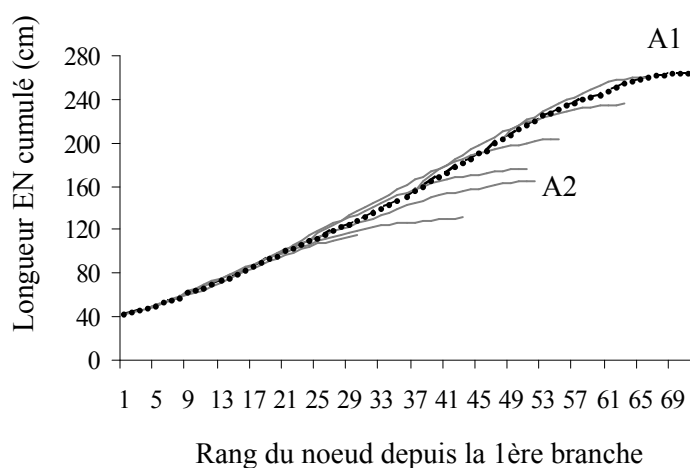
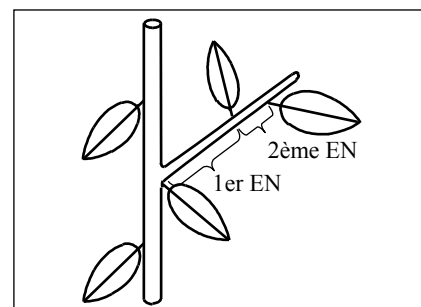
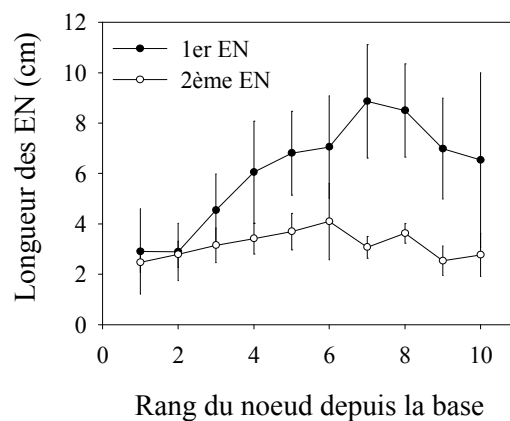
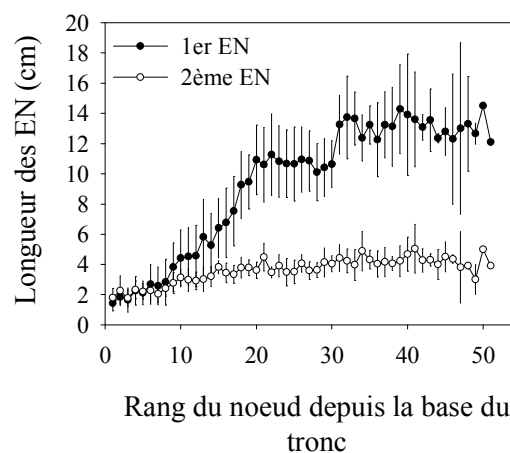
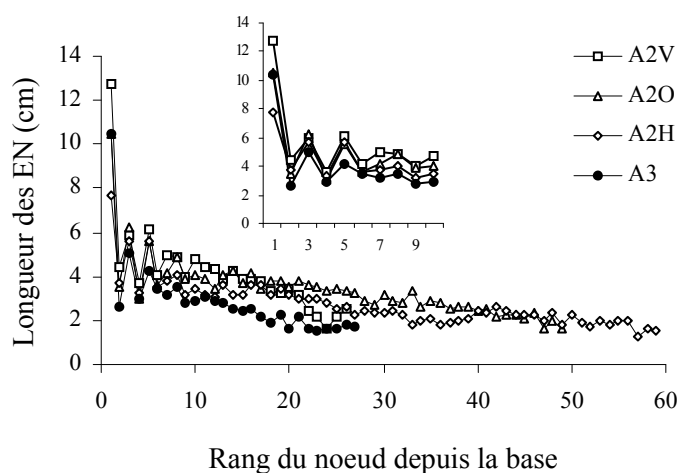
Fig. 1A**Fig. 1B****Fig. 2****Fig. 4****A****B****C****Fig. 3**

Planche 3-13 : La longueur des entre-nœuds successifs et caractérisation de l'hypopodium chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : (A) Longueur moyenne des entre-nœuds (les intervalles de confiance n'ont pas été représentés par soucis de lisibilité) selon le rang du nœud depuis la base de l'axe principal chez les arbres âgés de 1 et 2 ans, mesuré en 2003 et 2004 et (B) Longueur moyenne des entre-nœuds pour les 3 individus de 4.5 ans.

Figure 2 : Longueur cumulée des entre-nœuds de l'axe principal et de quelques branches (A2) d'un arbre âgé de 2 ans.

Figure 3 : Longueur des entre-nœuds pour des branches au sommet (A2V), médianes (A2O) et à la base (A2H) de la couronne et un axe d'ordre 3 selon le rang du nœud depuis la base de l'axe.

Figure 4 : Longueur moyenne (\pm IC 5 %) du 1er entre-nœud et du 2ème entre-nœud (A) à la base des axes d'ordre 2 pour les arbres âgés de 1 an (B) et de 2 ans (C) en fonction de la position de la branche à partir de la base du tronc.

3.2.6 Longueur des entre-nœuds successifs des différentes catégories d'axes

La longueur des entre-nœuds successifs depuis la base de l'axe des arbres âgés de 1 an a un profil différent selon que les arbres aient été mesurés en 2003 ou 2004. Les arbres de 2003 sont caractérisés par une diminution de la longueur des entre-nœuds au niveau du premier tiers de l'axe, tandis que les arbres de 2004 ont une augmentation progressive de la longueur des entre-nœuds jusqu'à ce que celle-ci se stabilise (pl. 3-13, fig. 1A). La longueur des entre-nœuds successifs de l'axe principal des arbres âgés de 2 ans, mesurés en 2003 et 2004, fluctue de 3 à 5 centimètres (pl. 3-13, fig. 1A). Pour les 3 arbres de 4.5 ans, les fluctuations de la longueur des entre-nœuds sont plus prononcées entre 2 et 8 centimètres (pl. 3-13, fig. 1B).

Pour un arbre âgé de 2 ans, la représentation de la longueur cumulée des entre-nœuds en fonction de leur rang depuis la première branche jusqu'au sommet de l'axe, montre une courbe à pente constante caractérisant une croissance continue (pl. 3-13, fig. 2). Les courbes de longueur cumulée des entre-nœuds de quelques branches montrent que la première moitié suit la même pente que celle du tronc puis les courbes s'infléchissent. Ceci correspond à une diminution de la taille des entre-nœuds sur les branches et/ou à une réduction du rythme d'émission des entre-nœuds. Les longueurs des entre-nœuds successifs des branches et des rameaux (A3) diminuent progressivement de la base au sommet (pl. 3-13, fig. 3). La longueur des entre-nœuds successifs oscille de manière synchrone sur les 10 premiers entre-nœuds puis diminue progressivement en fonction du rang du nœud. Le premier entre-nœud est toujours long (il correspond à l'hypopodium apparent) puis le deuxième entre-nœud est significativement plus petit, le troisième nœud est significativement plus long que le précédent et ainsi de suite (pl. 3-13, fig. 3).

La longueur du premier entre-nœud des branches (pl. 3-13, fig. 4A) pour les arbres de 1 et 2 ans augmente progressivement, de 2 cm jusqu'à 16 cm en moyenne, en fonction du rang du nœud porteur depuis la base du tronc jusqu'au sommet (pl. 3-13, fig. 4B, C). C'est à dire que plus la branche est située haut dans la couronne plus son premier entre-nœud est long et inversement. Par contre, la longueur du deuxième nœud juste après l'hypopodium est significativement plus faible et fluctue très peu (pl. 3-13, fig. 4B).

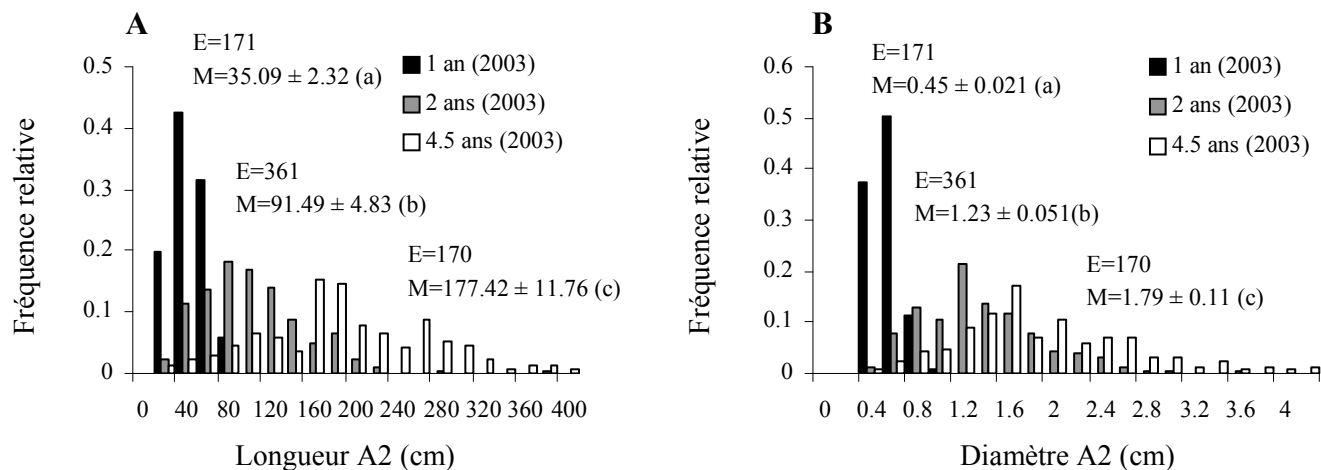
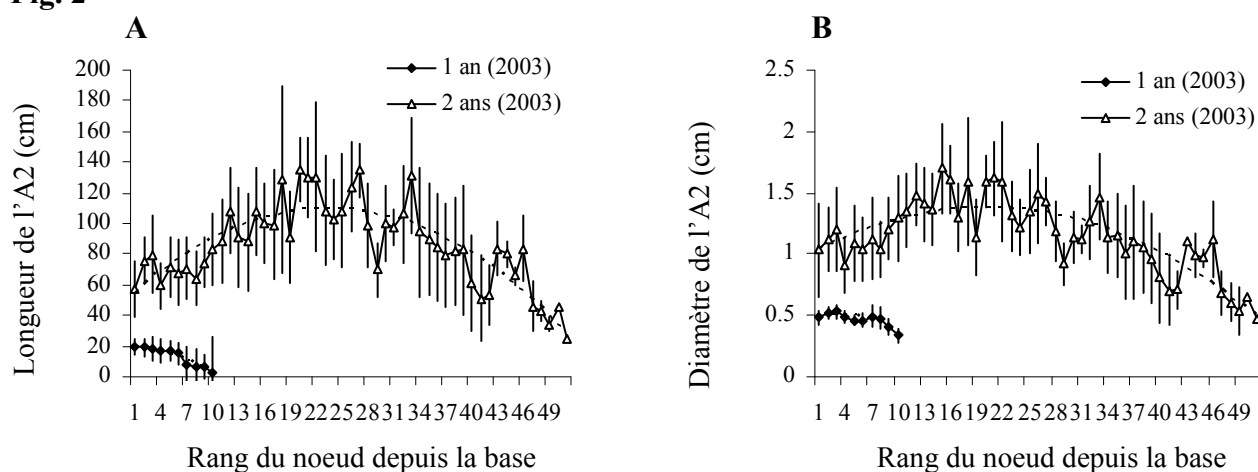
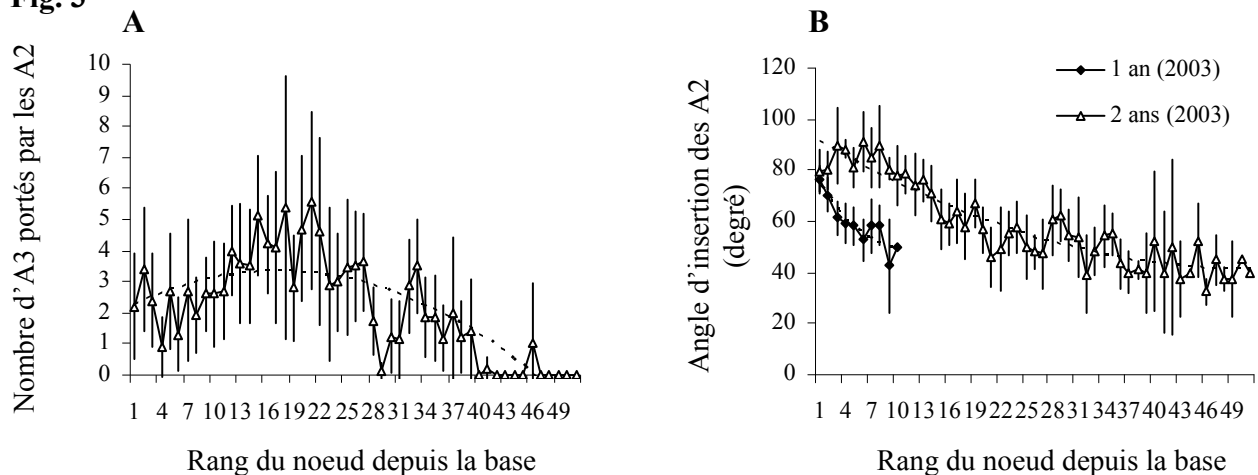
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3**

Planche 3-14 : Caractéristiques des axes d'ordre 2 chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Distribution de la longueur totale (A) et du diamètre à la base (B) des axes d'ordre 2 pour les arbres âgés de 1, 2 et 4.5 ans mesurés en 2003. Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b, c. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%.

Figure 2 : (A) Longueur moyenne (\pm IC 5 %) et (B) diamètre moyen à la base (\pm IC 5 %) des axes d'ordre 2 selon le rang du nœud depuis la base de l'axe principal pour les arbres âgés de 1 et 2 ans en 2003.

Figure 3 : (A) Nombre moyen (\pm IC 5 %) d'axes d'ordre 3 portés par les axes d'ordre 2 selon le rang du nœud depuis la base de l'axe principal et (B) évolution de l'angle d'insertion moyen (\pm IC 5 %) des axes d'ordre 2 selon le rang du nœud depuis la base de l'axe porteur chez les arbres âgés de 1 et de 2 ans en 2003.

3.2.7 Longueur totale, diamètre à la base et nombre de branches des axes d'ordre 2 en fonction de l'âge des arbres.

La longueur des axes d'ordre 2 augmente de manière significative avec l'âge des arbres (pl. 3-14, fig. 1A). Le même profil se dégage pour les diamètres à la base avec une augmentation significative de celui-ci avec l'âge des arbres (pl. 3-14, fig. 2B). La longueur et le diamètre à la base des branches ont avec l'âge croissant des arbres des distributions plus étalées.

L'étude des axes d'ordre 2 pour un même âge donné et selon le rang du nœud depuis la base jusqu'à la partie terminale de l'axe principal montre des variations des longueurs et des diamètres à la base (pl. 3-14, fig. 2A et 2B). Chez les arbres âgés de 1 an, la longueur des branches diminue en fonction du rang du nœud. Agé de 2 ans, le profil des longueurs des axes d'ordre 2 montre une augmentation progressive de celles-ci jusque dans la partie médiane de l'axe principal et une diminution progressive dans la deuxième moitié de l'axe (pl. 3-14, fig. 2A). Le diamètre à la base des axes d'ordre 2 a un profil similaire que celui des longueurs (pl. 3-14, fig. 2B). Pour les arbres âgés de 2 ans, où les axes d'ordre 3 se sont développés, le nombre total de ces derniers en fonction de l'axe d'ordre 2 et selon le rang du nœud augmente dans la première moitié de l'axe porteur puis diminue dans la partie terminale de l'axe porteur (pl. 3-14, fig. 3A). Ce sont les branches médianes qui sont les plus ramifiées.

L'angle d'insertion des branches sur l'axe principal des arbres âgés de 1 et 2 ans augmente avec l'âge de la branche (pl. 3-14, fig. 3B). Les branches à la base de l'axe principal ont un angle d'insertion plus grand par rapport à l'axe porteur par rapport aux branches situées dans la partie terminale de l'axe.

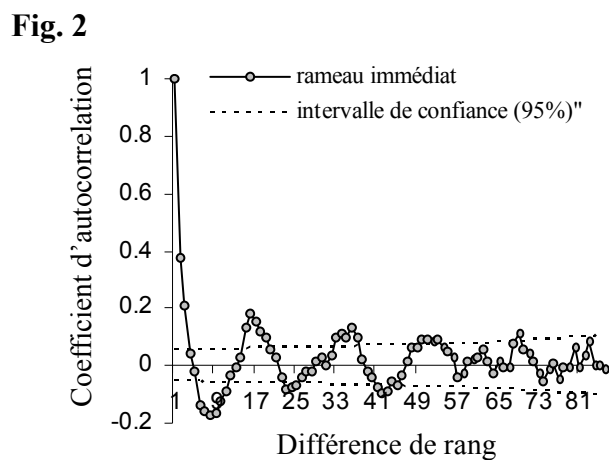
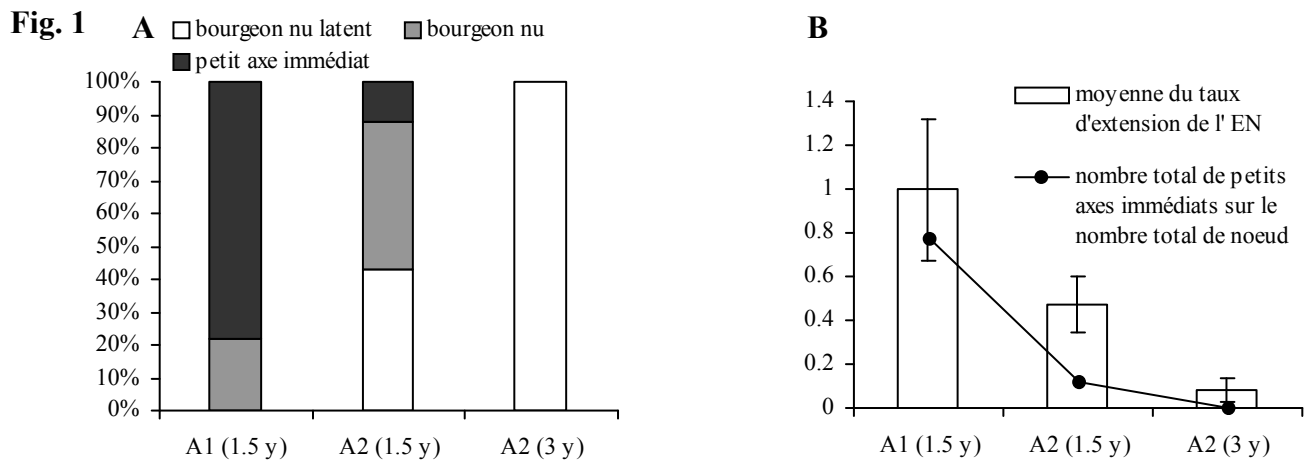


Planche 3-15 : Modalités de ramification de l'axe principal des *Acacia mangium* âgés de 2 ans.

Figure 1: (A) Pourcentage de rameaux immédiats, bourgeons nus latents et bourgeons nus initiés en 45 jours pour les axes principaux des arbres âgés de 1.5 ans et les axes d'ordre 2 des arbres âgés de 1.5 ans et 3 ans. (B) Rapport entre le nombre d'axes immédiats et le nombre total d'entre-nœuds pour les axes principaux des arbres âgés de 1.5 ans et les axes d'ordre 2 des arbres âgés de 1.5 ans et 3 ans.

Figure 2 : Fonction d'auto-corrélation pour l'événement ramification pour l'ensemble des 10 axes principaux des arbres de 2 ans.

3.2.8 Ramification à développement immédiat

La probabilité d'observer un petit axe immédiat sur la partie terminale de la pousse est de 78%, 10% et 0% respectivement pour l'axe principal des arbres âgés de 1.5 ans et les branches des arbres âgés de 1.5 ans et de 3 ans (pl. 3-15, fig. 1A). Sur l'axe principal des arbres âgés de 1.5 ans, les méristèmes, situés dans la partie apicale développent un petit axe immédiat. Tandis que pour les branches des arbres de 1.5 ans, seule une partie des méristèmes se développent en petits axes immédiats, les autres restent latents. Les branches basales des arbres de 3 ans ne portent pas de rameaux immédiats dans leur partie distale.

Le rapport du nombre de petits axes immédiats sur le nombre total de nœuds décroît fortement en fonction des catégories d'axes et de l'âge de l'arbre (pl. 3-15, fig. 1B). Cette décroissance se fait en parallèle avec la diminution du taux moyen d'extension du nœud (pl. 3-15, fig. 1B).

3.2.9 Organisation de la ramification immédiate

- Axe principal des arbres âgés de 2 ans

La fonction d'auto-corrélation calculée pour la ramification, sur l'ensemble des axes principaux de 10 arbres âgés de 2 ans, est caractérisée par une alternance de zones ramifiées avec une période d'environ 17 nœuds qui s'amortissent progressivement avec l'augmentation du décalage (pl. 3-15, fig. 2). Ainsi, une régularité dans l'alternance des zones ramifiées et non ramifié s'observe.

La répartition des branches le long de l'axe principal des arbres âgés de 2 ans peut se modéliser par une semi-chaîne de Markov cachée constituée de quatre états **A**, **B**, **C** et **D** (pl. 3-16, fig. 1). L'état **A** représente la zone à bourgeons nus avec une probabilité d'observation de 100%. La moyenne de la loi d'occupation associée est de 7 nœuds. L'état **B** correspond à la partie à petits axes immédiats avec un mélange d'observations de 80% de petits axes immédiats et 20% de bourgeons nus. La moyenne de la loi d'occupation associée est de 9 nœuds. L'état **C** correspond à la zone non ramifiée avec un mélange d'observation de 94% de petits axes immédiats élagués (nœuds vides) et 6% de nœuds ramifiés. La moyenne de la loi d'occupation associée est de 12 nœuds. L'état **D** correspond à la zone ramifiée avec un mélange d'observation de 73% de branches et 27% de nœuds vides. La moyenne de la loi d'occupation associée est de 4 nœuds.

A partir de l'état **A** la transition s'effectue systématiquement vers l'état **B** avec une probabilité de $p_{AB} = 1.00$. A partir de l'état **B** les transitions s'effectuent préférentiellement vers l'état **C** ($p_{BC} = 0.72$), et en proportion moindre vers l'état **D** ($p_{BD} = 0.28$). Les probabilités de transition

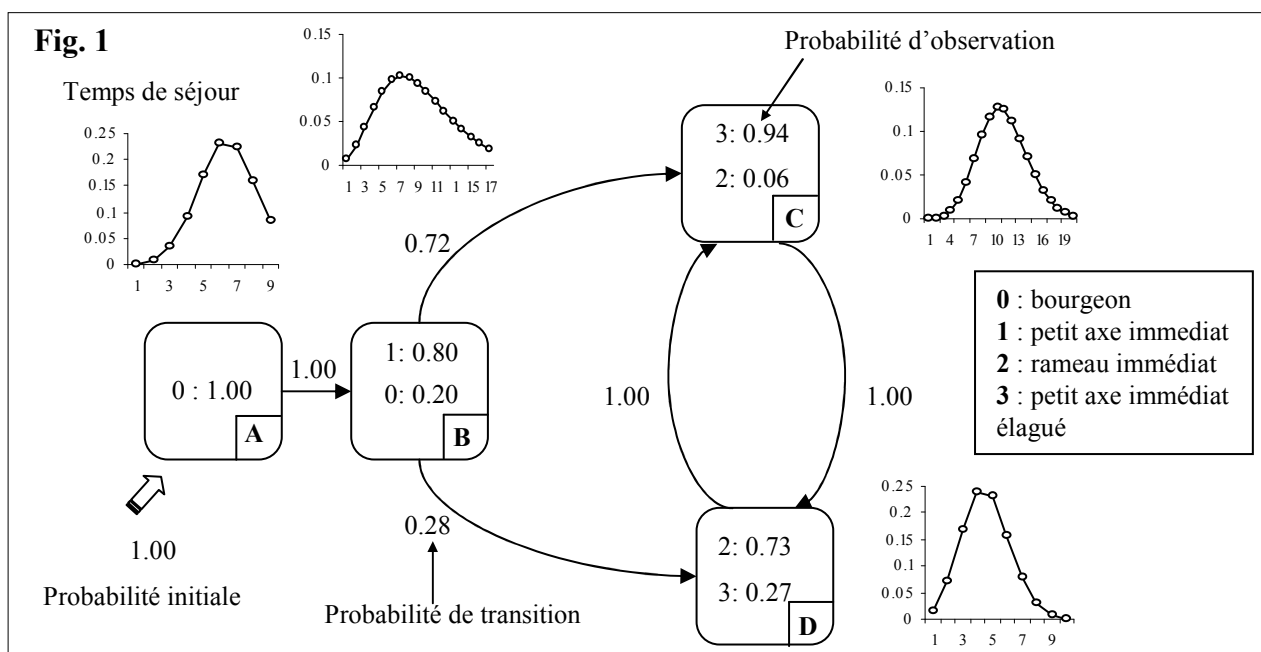


Fig. 2

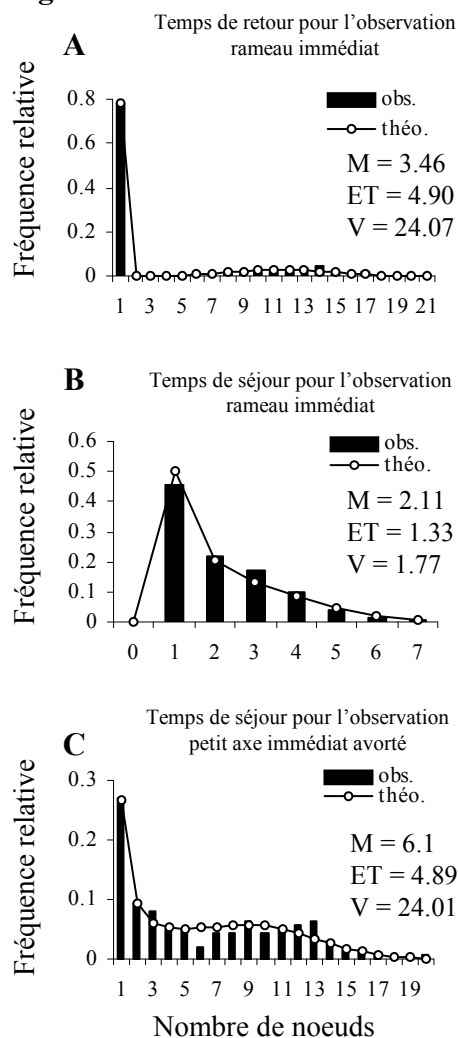


Fig. 3

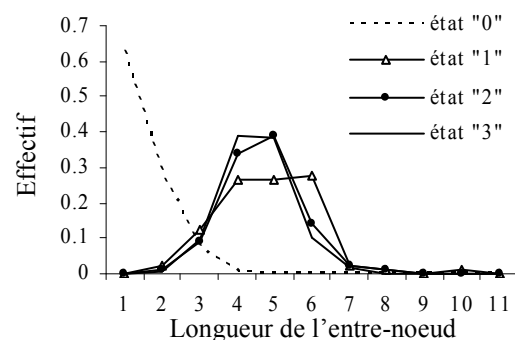


Fig. 4

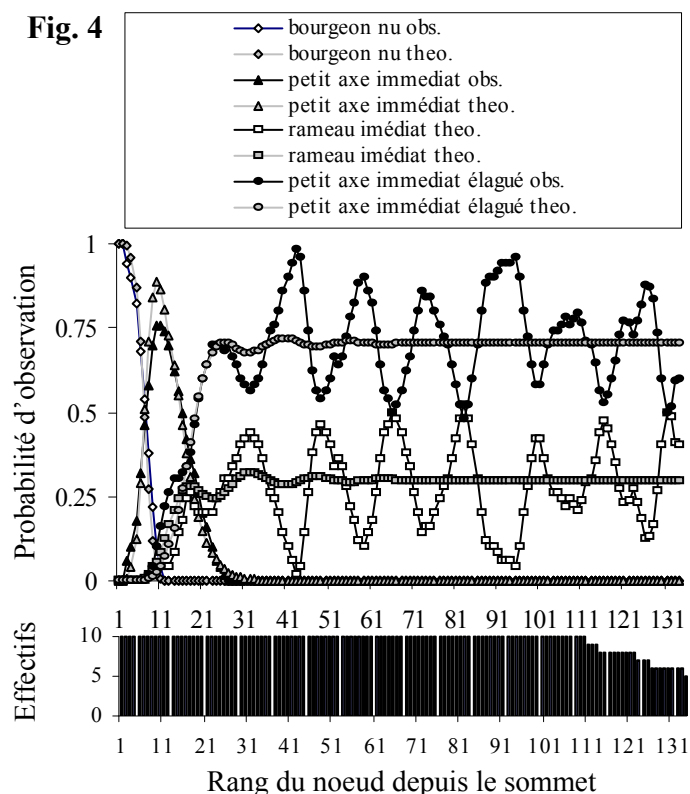


Planche 3-16 : Modélisation de l'organisation des rameaux le long de l'axe principal chez *A. mangium* de 2 ans.

Figure 1 : Semi-chaîne de Markov cachée estimée à partir des séquences de ramification mesurées sur les 10 troncs des arbres de 2 ans. Le temps de séjour est indiqué pour chaque état (A, B, C et D).

Figure 2 : (A) Temps de retour pour l'observation rameau immédiat, (B) temps de séjour pour l'observation rameau immédiat et (C) temps de retour pour l'observation immédiat élagué. Obs. = valeurs observées à partir des données, théo. = valeurs théoriques calculées à partir du modèle estimé, M = moyenne, ET = écart type et V = variance.

Figure 3 : Distribution de la longueur des entre-nœuds selon les 4 états.

Figure 4 : Ajustements des probabilités d'observation des différents événements en fonction du rang du nœud porteur. Obs. = valeurs observées à partir des données, théo. = valeurs théoriques calculées à partir du modèle estimé. Les effectifs des nœuds présents pour chaque rang et à partir duquel sont calculées les probabilités d'observation sont représentés en dessous de celles-ci.

induisent une alternance systématique entre l'état **C** et l'état **D** ($p_{CD} = 1.00$ et $p_{DC} = 1.00$) qui forment ainsi une unique classe récurrente.

Le temps de retour pour l'observation « rameau immédiat » montre un pic pour la valeur 1 qui souligne le caractère agrégé de la ramification au niveau d'un étage (pl. 3-16, fig. 2A). Au sein d'un étage, le nombre de branches successives est en moyenne de 2.1 ± 1.7 (pl. 3-16, fig. 2B). Le nombre de nœuds sans rameaux successifs est en moyenne de 6.1 ± 4.9 (pl. 3-16, fig. 2C).

La longueur moyenne des entre-nœuds pour chaque état révèle aucune variation pour les états **B**, **C** et **D**, tandis que les entre-nœuds de l'état **A** sont significativement plus courts car la zone est en croissance (pl. 4-16, fig. 3).

Le modèle (semi-chaîne de Markov caché) traduit correctement les proportions globales des états 0, 1, 2 et 3 ce qui se traduit par un bon ajustement entre les valeurs observées et les valeurs théoriques du point de vue intensité (pl. 4-16, fig. 4).

- Branches des arbres âgés de 4.5 ans

Pour les 3 arbres de 4.5 ans décrits, un total de 20 branches a été sélectionné pour l'analyse des modalités de ramification. Sur l'ensemble de ces 20 axes décrit depuis la base jusqu'au sommet la représentation des probabilités d'observation des nœuds souligne une légère alternance de zones ramifiées et non ramifiées (pl. 3-17, fig. 1). La partie apicale des axes d'ordre 2 est caractérisée par un mélange de bourgeons nus et de petits axes immédiats élagués.

Le temps de retour pour l'observation « rameau immédiat » montre un pic pour la valeur 1 qui souligne le caractère agrégé de la ramification au niveau d'un étage (pl. 3-17, fig. 2A). La zone ramifiée des branches est plus courte que celle des axes principaux avec 1.5 ± 1 entre-nœuds en moyenne (pl. 3-17, fig. 2B) et le temps de retour est plus long. Le nombre de nœuds vides (immédiats avortés) successif est en moyenne de 7.9 ± 6.9 (pl. 3-17, fig. 2C). L'organisation de la ramification chez les branches est moins marqué que chez le tronc

Fig. 1

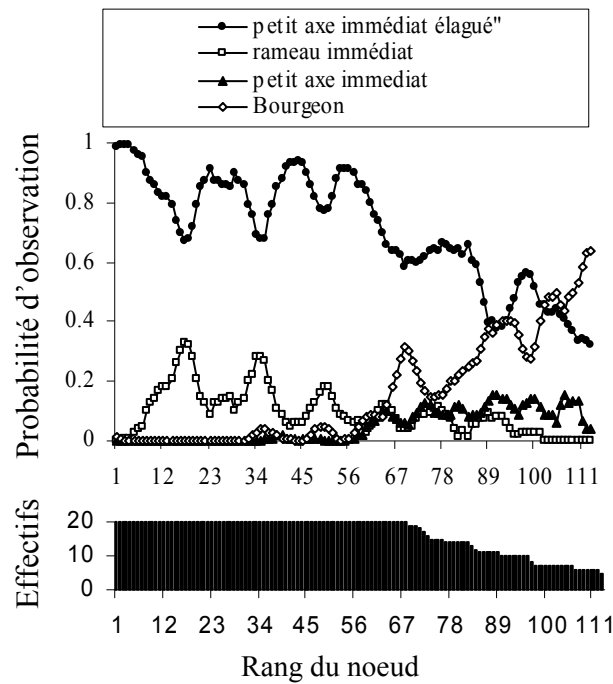


Fig. 2

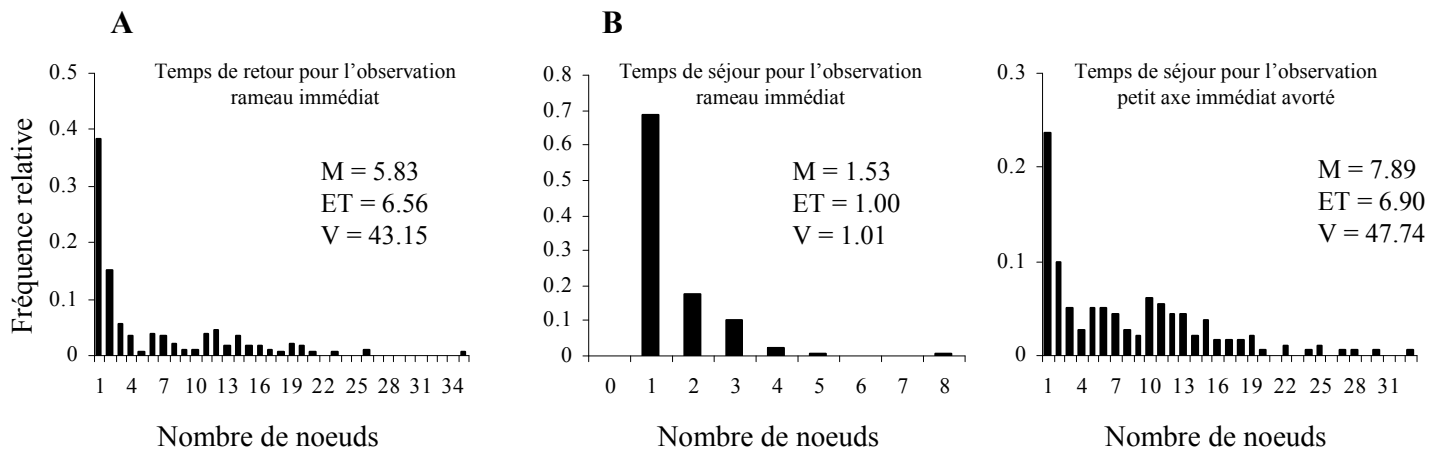


Planche 3-17 : Modélisation de l'organisation des rameaux le long des branches chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Probabilités d'observation des différentes productions axillaires, (0) bourgeon nu, (1) petit axe immédiat, (2) rameau immédiat et (3) petit axe immédiat élagué, en fonction du rang du nœud depuis la base des axes d'ordre 2 des arbres de 4.5 ans. Les effectifs des nœuds présents pour chaque rang et à partir duquel sont calculées les probabilités d'observation sont représentés en dessous de celles-ci.

Figure 2 : (A) Temps de retour pour l'observation rameau immédiat, (B) temps de séjour pour l'observation rameau immédiat et (C) temps de retour pour l'observation immédiat élagué. Obs. = valeurs observées à partir des données, théo. = valeurs théoriques calculées à partir du modèle estimé, M = moyenne, ET = écart type et V = variance.

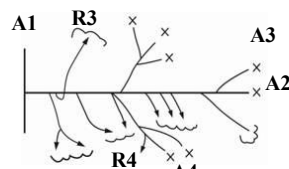
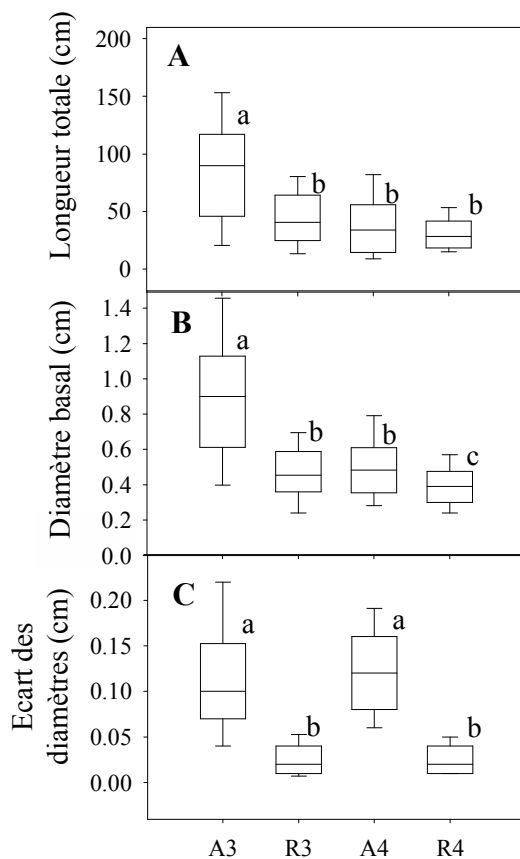
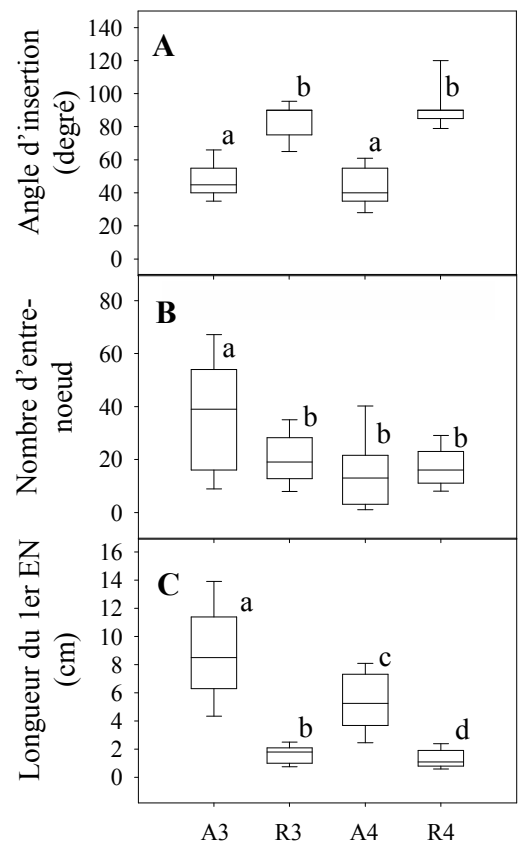
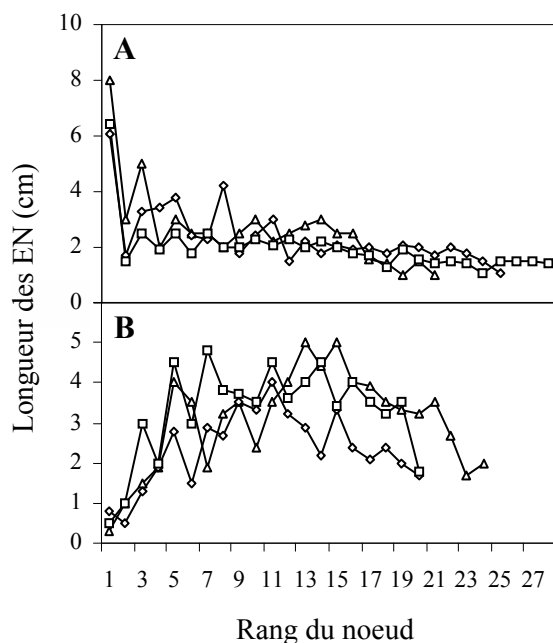
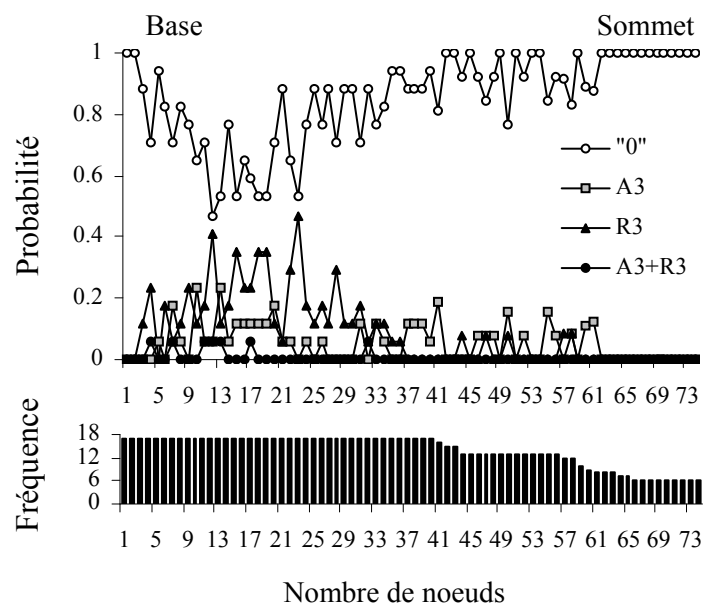
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Fig. 4**

Planche 3-18 : Ramification immédiate et différée sur les branches basses chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Boîtes à moustaches de (A) la longueur totale, (B) du diamètre moyen à la base et (C) l'écart des diamètres des différents types d'axes. Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b et c. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%.

Figure 2 : Boîtes à moustaches (A) de l'angle d'insertion, (B) du nombre d'entre-noeud et (C) de la longueur du premier entre-noeud des différents types d'axes. Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b, c et d. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%.

Figure 3 : Longueur des entre-nœuds successifs selon le rang du nœud depuis la base des rameaux à développement immédiat (A) et des rameaux à développement différé (B).

Figure 4 : Probabilités d'observation des différentes productions axillaires, (0) nœud vide, (A3) axe d'ordre 3 à développement immédiat, (R3) axe d'ordre 3 à développement différé et (A3+R3) axe d'ordre 3 à développement immédiat et différé sur le même nœud, en fonction du rang du nœud depuis la base des axes d'ordre 2 des arbres de 4.5 ans.

3.2.10 Ramification différée sur les branches charpentières des arbres âgés de 4.5 ans

- Comparaison entre rameaux immédiats et rameaux différés

Les rameaux immédiats d'ordre 3 (A3), des arbres âgés de 4.5 ans, ont une longueur totale (85.9 ± 46.7 cm) et un diamètre basal (0.88 ± 0.38 cm) significativement plus élevés que les rameaux différés d'ordre 3 (R3) avec 45.1 ± 26.1 cm de long et de 0.47 ± 0.17 cm de diamètre (pl. 3-18, fig. 1A, B). Les rameaux immédiats et les rameaux différés d'ordre 4 (respectivement A4 et R4) ne présentent pas de différence significative de leur longueur totale (38.9 ± 28.9 cm et 31.7 ± 17.1 cm) par contre les R4 ont un diamètre basal significativement plus petit que les A4 avec respectivement 0.39 ± 0.12 cm et 0.50 ± 0.19 cm (pl. 3-18, fig. 1A, B).

Les écarts des diamètres des rameaux immédiats (0.11 ± 0.06 cm et 0.12 ± 0.04 cm respectivement pour A3 et A4) sont significativement plus élevés comparés aux rameaux différés (0.03 ± 0.02 cm et 0.03 ± 0.01 cm respectivement pour R3 et R4) (pl. 3-18, fig. 1C). Ces différences de diamètres révèlent que la section transversale basale des rameaux différés est circulaire tandis que celle de rameaux immédiats est ovale.

Les rameaux immédiats ont un angle d'insertion par rapport à l'axe porteur significativement plus petit ($48.3 \pm 13.3^\circ$ et $43.7 \pm 13.9^\circ$ respectivement pour A3 et A4), comparés aux rameaux différés ($84.4 \pm 16.9^\circ$ et $91.4 \pm 14.5^\circ$ respectivement pour R3 et R4) (pl. 3-18, fig. 2A). Ces derniers sont verticaux tandis que les rameaux immédiats sont obliques.

Les rameaux immédiats d'ordre 3 ont un nombre d'entre-nœuds (37.7 ± 4.7) significativement plus élevé que les R3, A4 et R4 avec respectivement 20.2 ± 12.1 , 14.3 ± 13 et 17.5 ± 8.2 entre-nœuds en moyenne (pl. 3-18, fig. 2B).

La différence des modalités de développement se traduit par un premier entre-nœud long pour les rameaux immédiats (8.8 ± 3.4 cm pour A3 et 5.3 ± 2.1 cm pour A4) et un premier entre-nœud court pour les rameaux différés (1.6 ± 0.7 cm et 1.5 ± 0.9 cm respectivement pour R3 et R4) (pl. 3-18, fig. 2C).

Les rameaux immédiats d'ordre 3 sont caractérisés par un long premier entre-nœud puis une oscillation de la longueur des entre-nœuds sur quelques nœuds avant de décroître progressivement (pl. 3-18, fig. 3A). Les rameaux différés ont leurs premiers entre-nœuds courts puis leur longueur augmente progressivement jusqu'à atteindre un plateau, où les longueurs des entre-nœuds oscillent autour d'une moyenne de 3 cm, puis enfin une décroissance de la longueur des entre-nœuds apparaît dans la partie haute de l'axe (pl. 3-18, fig. 3B). La partie terminale en croissance n'est pas prise en compte. Les longueurs des entre-

nœuds successifs depuis la base des rameaux immédiats et des rameaux différés soulignent ainsi 2 profils différents.

- Organisation de la ramification différée sur les branches

Les probabilités d'observation des rameaux différés le long des 17 axes d'ordre 2 ne soulignent aucune organisation visible en zones successives. Les rameaux différés se développent sur toute la longueur de l'axe avec toutefois une plus forte probabilité d'observation dans la première moitié proximale (pl. 3-18, fig. 4). Il est possible d'observer quelques rameaux différés sur le même nœud qu'un rameau immédiat. Ceux-ci sont situés au niveau de la partie proximale de la branche.

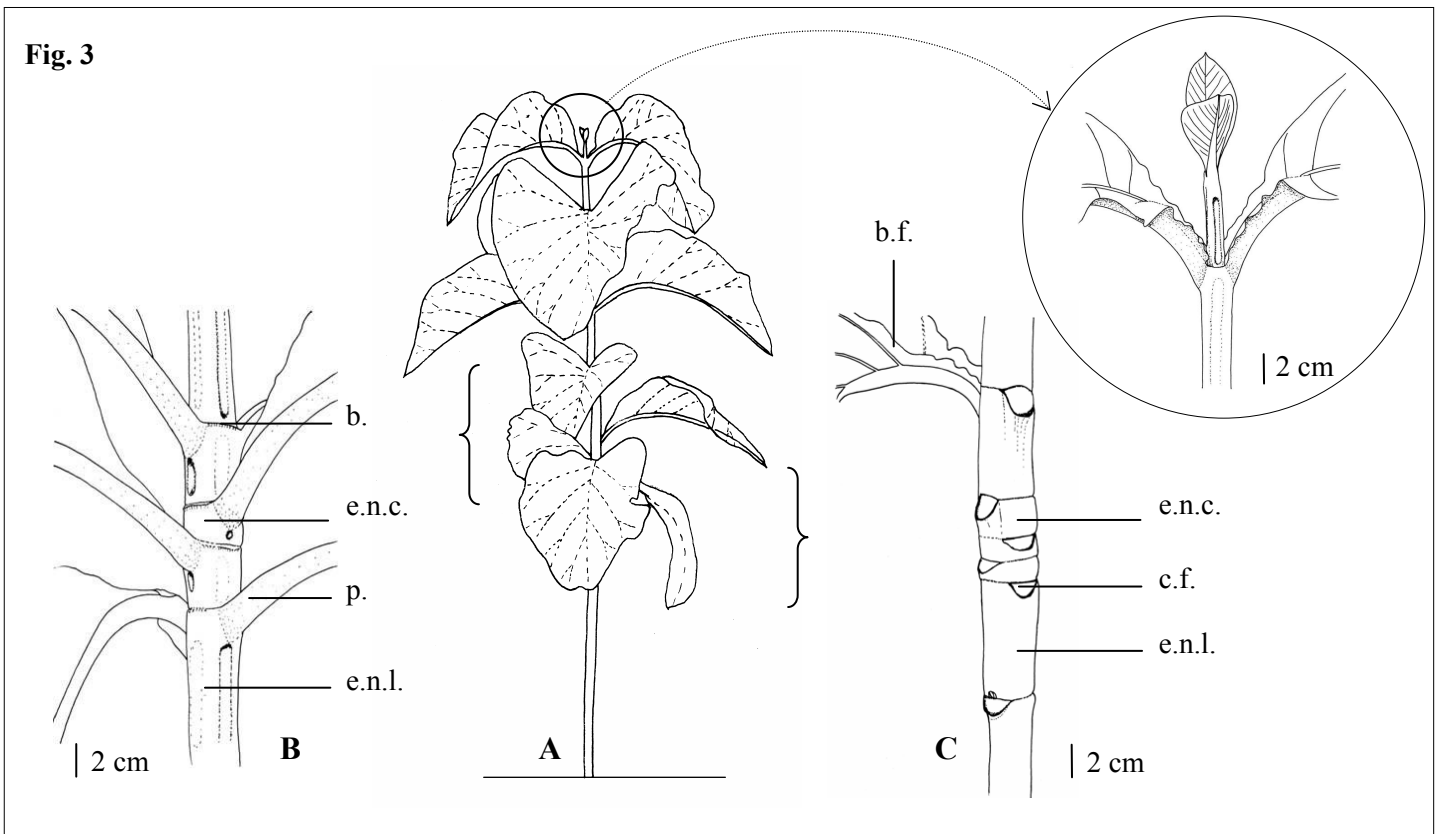
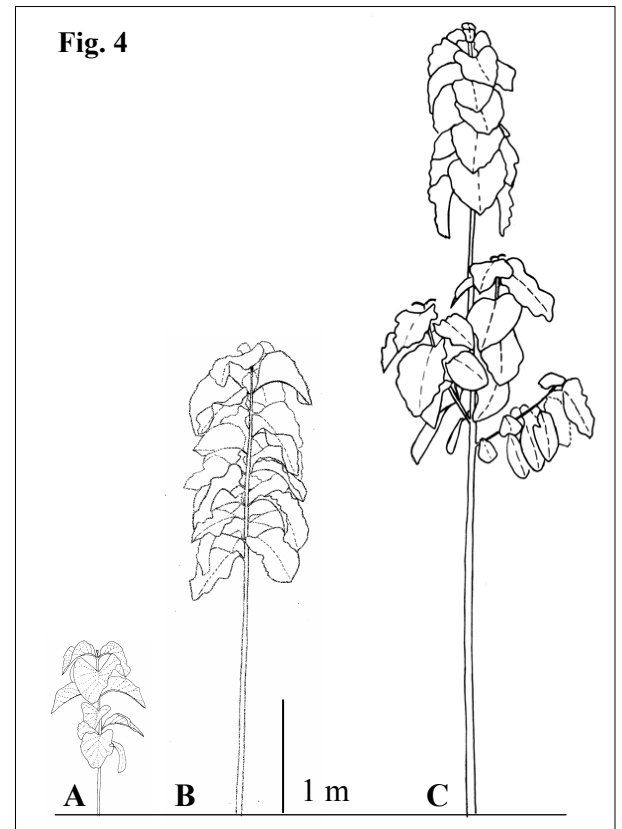
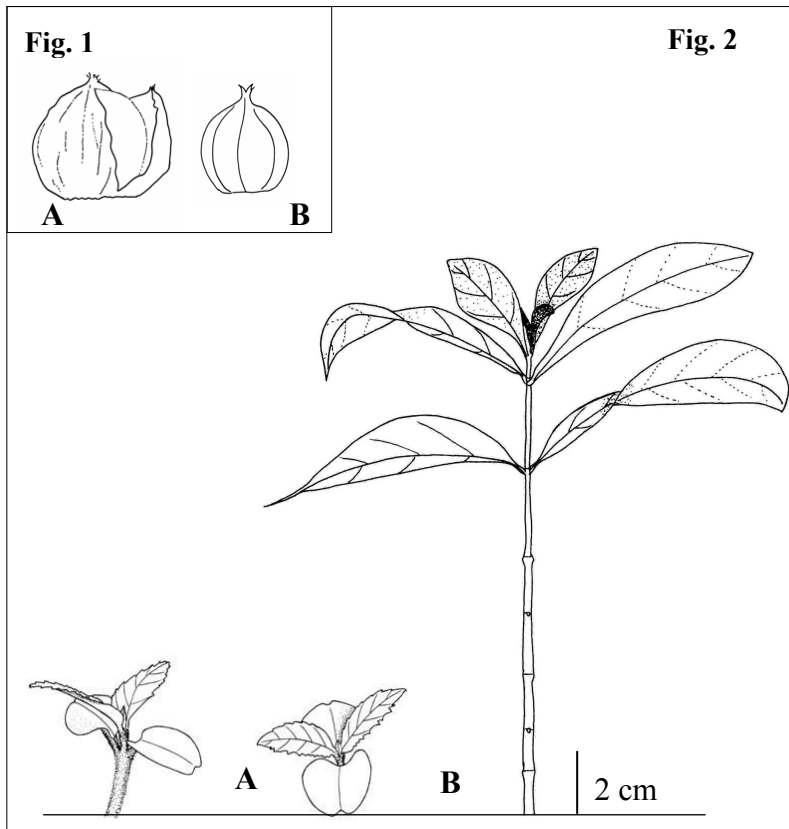


Planche 3-19 : Architecture de *T. grandis* : la plantule et la jeune arbre.

Figure 1: (A) Fruit et (B) graine indurée.

Figure 2 : (A) Germinations avec les 2 cotylédons simples et la première paire de feuille, (B) jeune plantule caractérisée par une évolution de la taille des feuilles et des entre-nœuds.

Figure 3 : Teck âgé d'une année avec le détail de la partie terminale de l'axe (A). Détail de la succession des entre-nœuds foliaires avec une réduction de la longueur de ceux-ci (B), Réduction de la taille des entre-nœuds. Les feuilles tombées laissent une grosse cicatrice (C). b. = bourrelet, b.f. = base de la feuille, c.f. = cicatrice foliaire, e.n.c. = entre-nœud court, e.n.l. = entre-nœud long, p. = pétiole.

Figure 4 : Jeunes arbres âgés de 1 an (A), de 2 ans (B) et de 3 ans portant les premières branches (C).

4 Analyse architecturale et quantitative de la croissance et du développement de *Tectona grandis*

4.1 Architecture et variabilité

4.1.1 La plantule

La plantule de *Tectona grandis*, issue de la germination d'une graine indurée (pl. 3-19, fig. 1A, 1B), est constituée d'un axe aérien épigé, orthotrope à phyllotaxie opposée-décussée (pl. 3-19, fig. 2B). Les cotylédons sont simples duveteux, arrondis, à marge lisse (pl. 3-19, fig. 2A). Les premières feuilles mises en place sont simples, ovales, à marges dentées, acuminées, duveteuses, à nervations pennées et non stipulées. Elles sont sessiles et de petite taille. Très vite au cours de la croissance, les feuilles deviennent de plus en plus grosses et développent un petit pétiole plus ou moins ailé (pl. 3-19, fig. 2B). La plantule présente un gros pivot.

4.1.2 Le jeune arbre : édification du tronc

L'axe principal (A1), orthotrope, non ramifié, à phyllotaxie opposée-décussée, est composé d'une succession de nœuds foliaires séparés par des entre-nœuds de longueur croissante au cours du développement. Parallèlement à cette augmentation de la longueur des entre-nœuds, de la base au sommet de la tige, les feuilles sont de plus en plus grandes. Durant la première année le tronc atteint une hauteur variant de 1 à 2 mètres (pl. 3-19, fig. 3A). La tige, de fort diamètre, présente une section quadrangulaire (pl. 3-19, fig. 3B) dans la partie médiane et terminale, qui s'estompe progressivement avec la croissance secondaire (croissance radiale par le cambium). Un bourrelet entre les 2 feuilles opposées est visible au niveau du nœud (pl. 3-19, fig. 3B). L'entre-nœud correspond à la portion d'axe situé entre ces 2 bourrelets. Des zones successives à entre-nœuds plus courts indiquent une croissance rythmique (pl. 3-19, fig. 3B, 3C). Cette rythmicité est d'autant plus marquée que les arbres ont mis en place un plus grand nombre d'entre nœuds. L'unité de croissance est caractérisée par une série d'entre-nœuds courts suivie d'une série d'entre-nœuds longs. Chaque unité de croissance est édifiée par le même méristème terminal dont l'activité organogénétique est rythmique et indéfinie. Cet arrêt ou ralentissement de croissance, indiqué par des entre-nœuds plus courts (pl. 3-19, fig. 3B, 3C), coïncide avec le début de la saison sèche. Puis, quelques mois plus tard, à l'issue de la saison sèche, l'allongement reprend. Au sommet du tronc, aucun bourgeon écailleux ne s'est formé. Deux jeunes feuilles opposées-décussées collées l'une à l'autre protègent le méristème

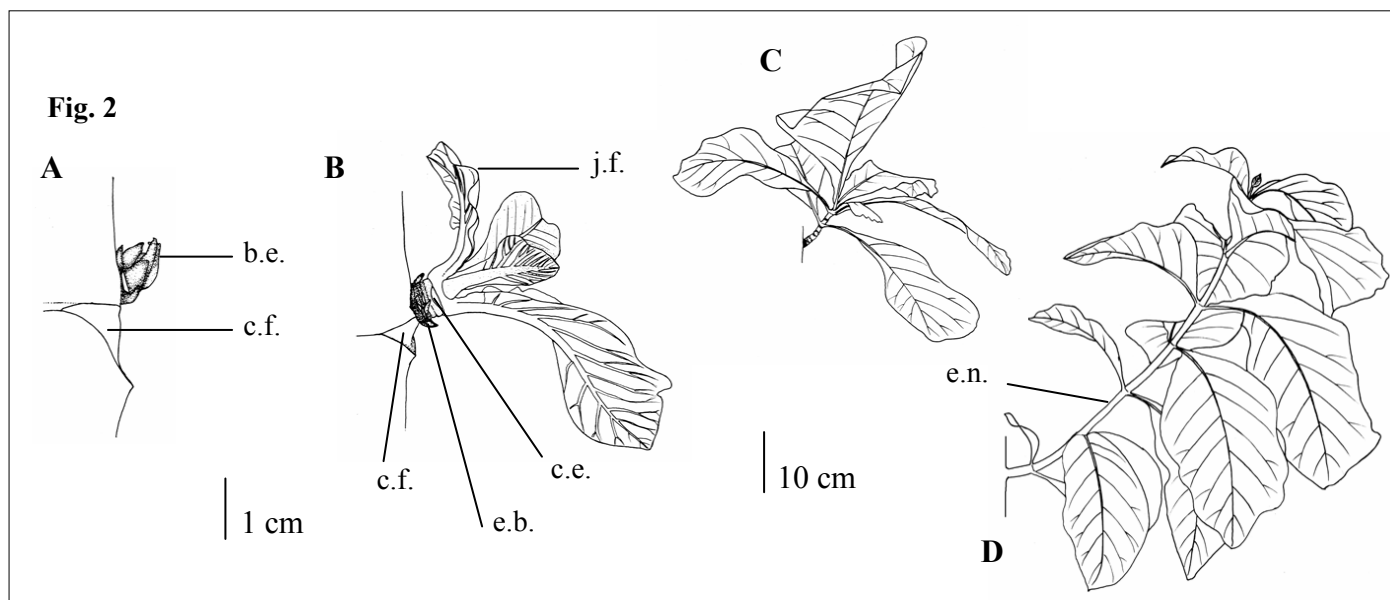
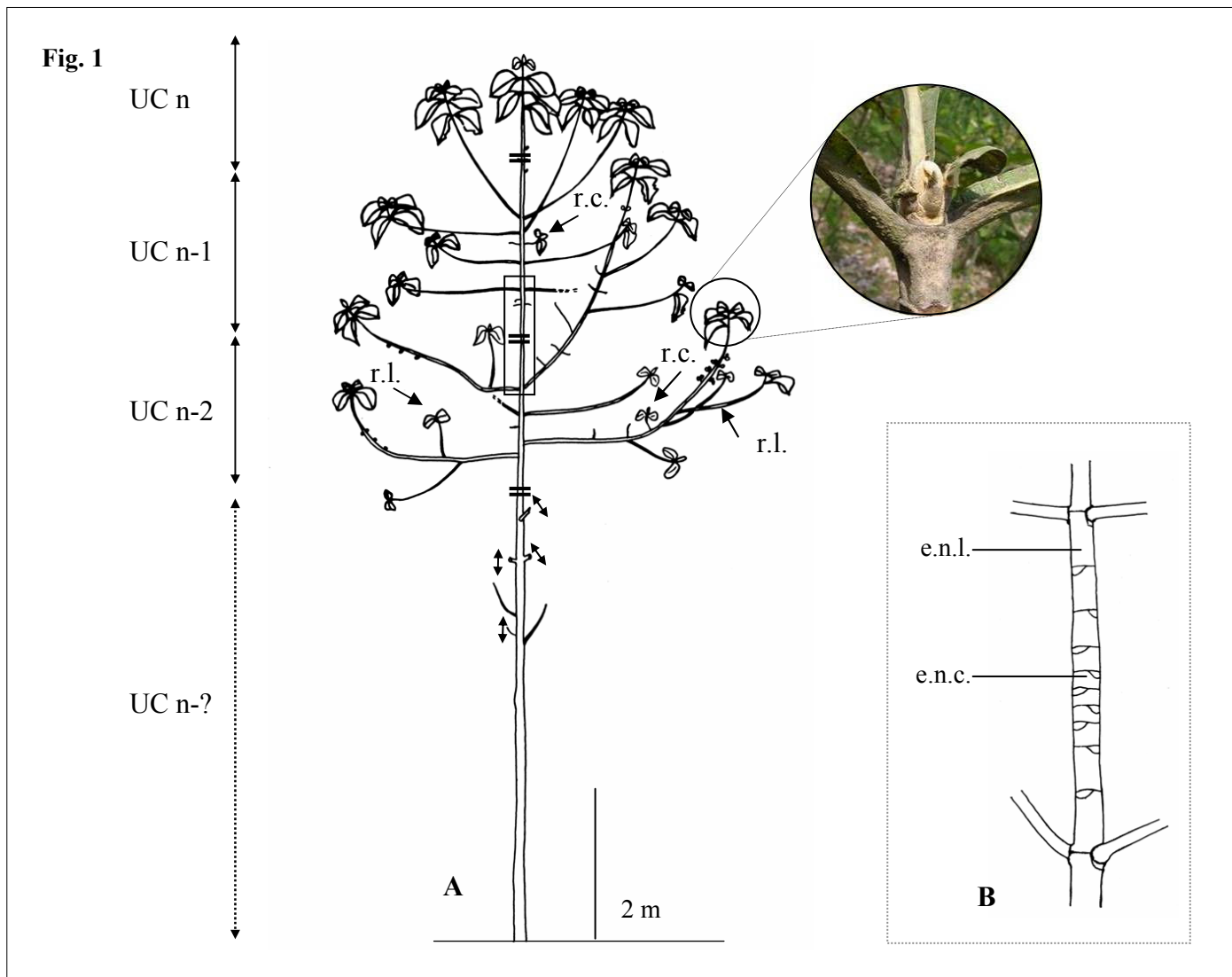


Planche 3-20 : Architecture de *T. grandis* : le jeune arbre ramifié.

Figure 1 : (A) Jeune arbre ramifié de 7-8 ans avec les 3 dernières unités de croissance bien visibles. La couronne est composée de branches, rameaux longs et rameaux courts. (B) délimitation de l'unité de croissance par des entre-nœuds courts. e.n.c. = entre-nœuds courts, e.n.l. = entre-nœuds longs, r.c. = rameau court, r.l. = rameau long, UC = unité de croissance, ✂ = élagage manuel.

Figure 2 : Développement des rameaux courts et des rameaux longs. (A) bourgeon axillaire écailleux, (B) déploiement des feuilles, (C) rameau court et (D) rameau long en cours d'allongement. b.e. = bourgeon écailleux, c.e. = cicatrice d'écaille du bourgeon, c.f. = cicatrice foliaire, e.b. = écaille du bourgeon, e.n. = entre-nœud

terminal. Parallèlement à ce ralentissement ou arrêt de croissance un grand nombre de feuilles tombent sans toutefois laisser les axes complètement défeuillés. Lors de leur chute, les feuilles laissent une cicatrice sur la tige (pl. 3-19, fig. 3C). Avec la croissance radiale de la tige la cicatrice foliaire s'estompe. Le teck est une espèce caducifoliée qui perd ses feuilles chaque année.

Durant les premières années de croissance, la tige principale est non ramifiée (pl. 3-19, fig. 4 A et 4B). Pour les arbres observés sur Java Est, les premiers rameaux apparaissent lors de la 3^{ème} année de croissance. Ils ont un développement différé d'une année. Les premiers rameaux sont généralement de petite taille et se développent dans la partie médiane de l'unité de croissance (pl. 3-19, fig. 4C).

4.1.3 Le jeune arbre : édification des branches

4.1.3.1 Structure du tronc et modalités de développement des branches

Au cours du développement ultérieur, le tronc à développement orthotrope, monopodial et à croissance rythmique est composé d'unités de croissance bien distinctes (pl. 3-20, fig. 1A). Chaque unité de croissance correspond à 1 saison des pluies. Ainsi, l'âge de l'arbre est déterminé en comptant le nombre d'unités de croissance. La ramification est différée d'une unité de croissance et donc d'une année. Les rameaux sont caractérisés dans leur partie basale par des entre-nœuds courts avec des cicatrices foliaires fines (pl. 3-20, fig. 2B) correspondant aux écailles du bourgeon axillaire (pl. 3-20, fig. 2A). Deux types de rameaux sont présents : les rameaux longs caractérisés par des entre-nœuds longs (pl. 3-20, fig. 2D) et les rameaux courts caractérisés par des entre-nœuds courts (pl. 3-20, fig. 2C). Au cours de leur développement, les arbres se ramifient de plus en plus abondamment et portent des rameaux longs et des rameaux courts. Ces rameaux se développent préférentiellement sur la partie latérale ou supérieure de l'axe porteur. Tout comme le tronc, le développement des rameaux latéraux se fait de manière rythmique avec la présence d'unités de croissance clairement visibles et délimitées par des entre-nœuds courts. L'arrêt de croissance sur les branches et les rameaux (courts et longs) est marqué par la présence d'un bourgeon écailleux (pl. 3-20, fig. 1). Qu'ils soient situés sur l'axe principal ou les branches, les rameaux courts sont caractérisés par une courte durée de vie d'1 à 2 ans.

Fig. 1

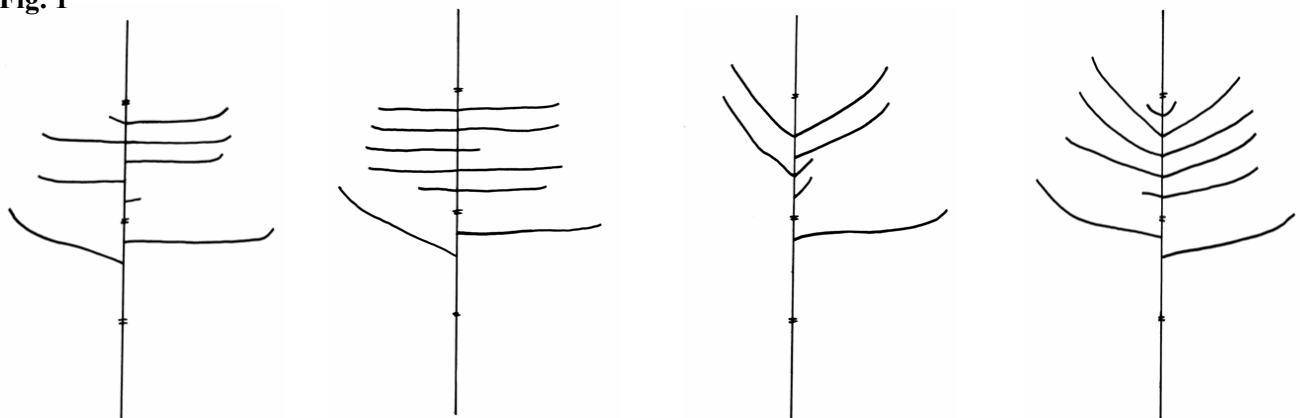


Fig. 2

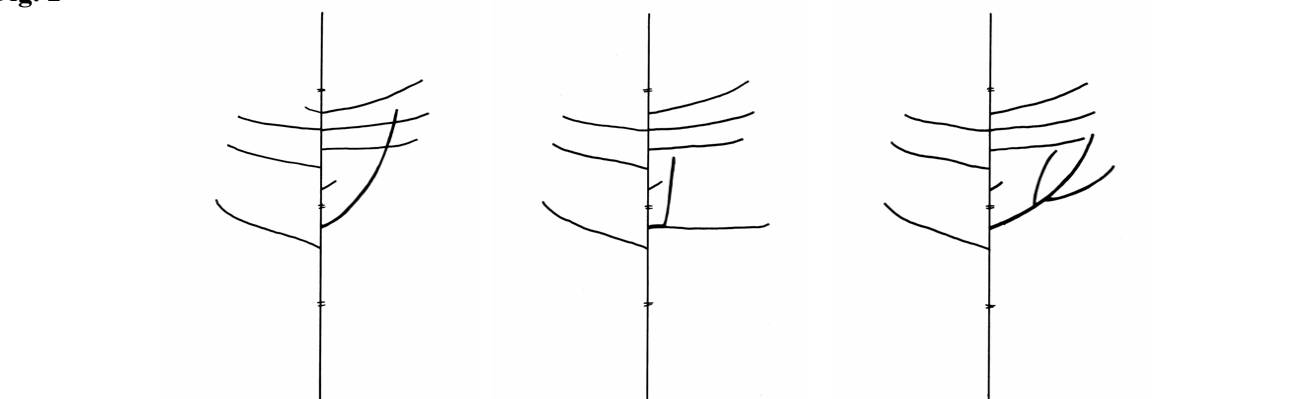


Fig. 3

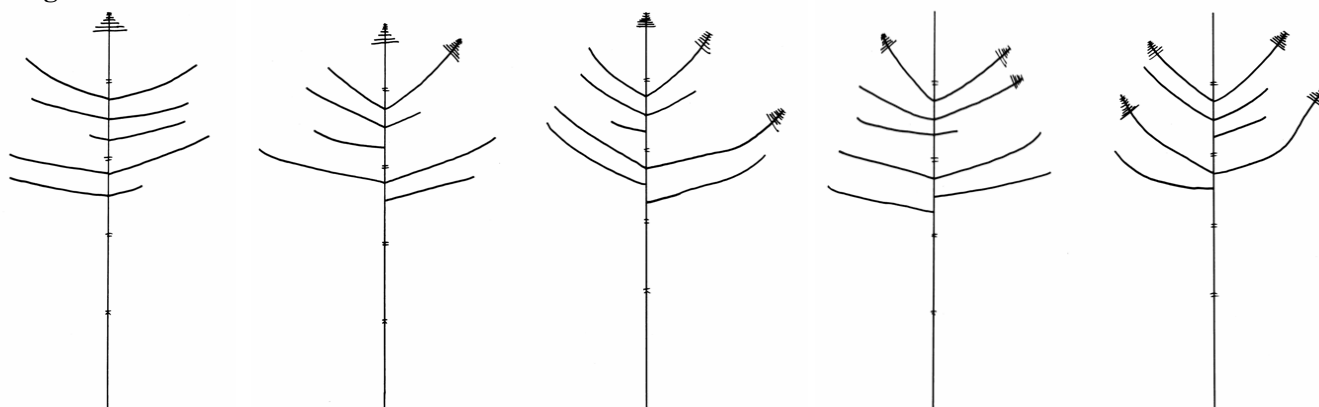


Planche 3-21 : Architecture de *T. grandis* : la variabilité architecturale du jeune arbre.

Figure 1 : Variabilité dans la direction de croissance des branches (horizontale à oblique) et du nombre de branches pour des arbres situés dans la même parcelle.

Figure 2 : Présence de complexes réitérés (axes en gras sur la figure).

Figure 3 : Variation dans la position de la première inflorescence.

= : arrêt de croissance, ≡ = inflorescence.

La première inflorescence apparaît entre la 5^{ème} et la 6^{ème} année de croissance. En général, celle-ci se manifeste la première fois en position terminale de l'axe principal. Le méristème apical se transforme en méristème floral pour donner une inflorescence.

4.1.3.2 L'unité architecturale

Le jeune Teck a une forme élancée et présente une structure simple entièrement hiérarchisée autour du tronc. Ce dernier est orthotrope à croissance rythmique et porte des branches orthotropes à direction de croissance horizontale à oblique et à développement différé d'une année. Il présente une unité architecturale composée par 4 catégories d'axes (tab. 3-11). Le tronc porte les branches et les rameaux courts ; les branches portent des rameaux longs et des rameaux courts.

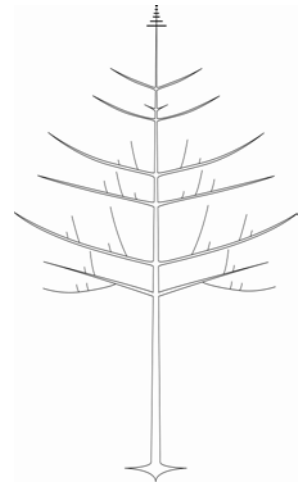


Tableau 3-11 : Caractéristiques des différentes catégories d'axes chez *Tectona grandis* composant l'unité architecturale.

	Tronc	Branches	Rameaux longs	Rameaux courts
Direction de croissance	Orthotrope	Orthotropes horizontales à verticales	Orthotropes horizontales à verticales	Orthotropes horizontales à verticales
Croissance	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
Phyllotaxie	Opposée-decussée	Opposée-decussée	Opposée-decussée	Opposée-decussée
Ramification	Différée	Différée	Différée	Non ramifié
Durée de vie	Longue	longue	Moyenne	Très courte
Sexualité	Terminale	Terminale	Terminale	Stérile

4.1.3.3 Variabilités architecturales

Le tronc des jeunes arbres présente peu de variabilité dans la croissance et le développement. La mortalité du méristème terminal de l'axe principal est rare.

Les variations dans la forme de la couronne sont dues principalement à des différences de direction de croissance des branches (pl. 3-21, fig. 1). Ces dernières sont à direction de croissance horizontale ou oblique. Ces variations s'observent d'un individu à l'autre pour une même parcelle et non au sein du même individu. De plus, le nombre de branches mis en place au sein d'une même unité de croissance varie du simple au double entre individus.

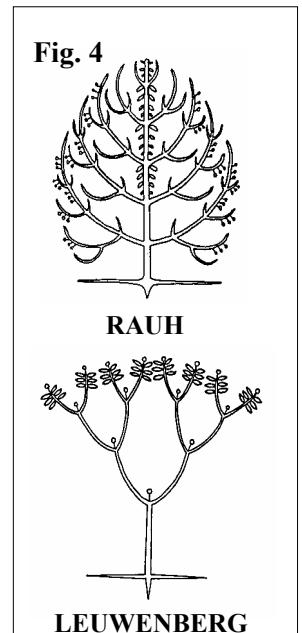
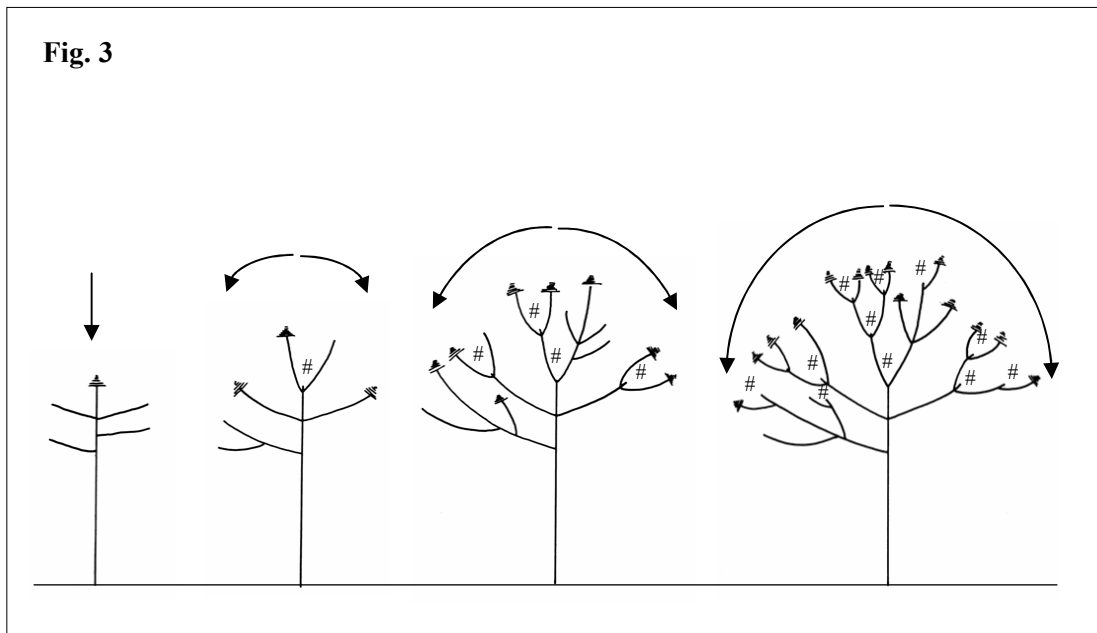
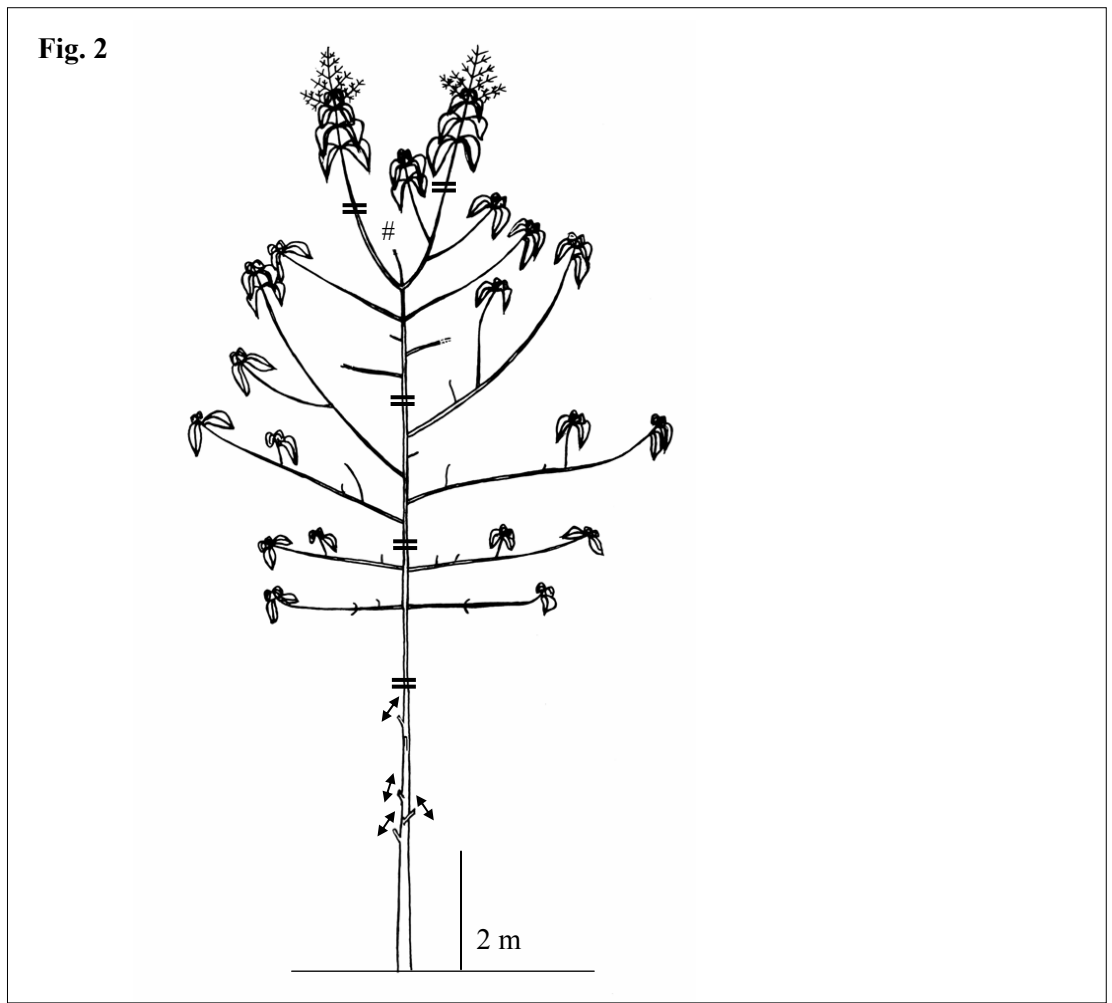
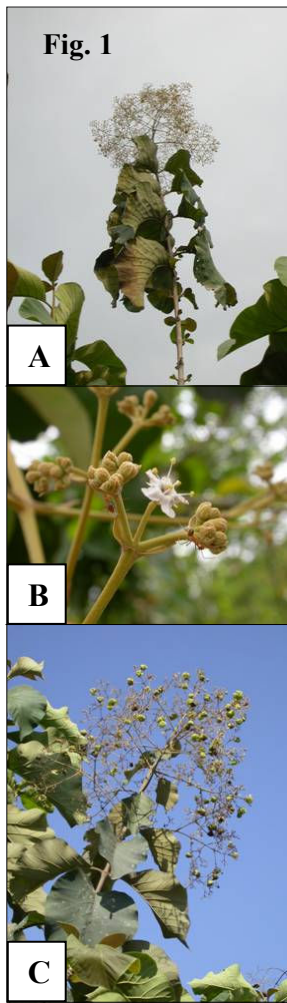


Planche 3-22 : Architecture de *T. grandis* : l'arbre adulte, édification de la couronne.

Figure 1 : (A) Inflorescence en position terminale du tronc d'un arbre âgé de 6 ans. Nous pouvons remarquer la réduction progressive de la taille des feuilles sous l'inflorescence. (B) détails d'une fleur et (C) infrutescence.

Figure 2 : Arbre âgé de 7 ans ayant fleuri la première fois en position terminale sur l'axe principal. Deux axes relais se sont développés sous l'inflorescence et ont eux même fleuri 2 ans plus tard. = : arrêt de croissance, ↘ = élagage manuel, # : mortalité de l'apex.

Figure 3 : Envahissement de la couronne par les inflorescences depuis la partie centrale jusqu'en périphérie de la couronne. # : mort d'apex, ≡ = inflorescence.

Figure 4 : Les modèles architecturaux de Rauh et de Leuwenberg.

Certains arbres ont des axes plus vigoureux que les autres. Ceux-ci sont des axes d'ordre 2 et/ou d'ordre 3 (pl. 3-21, fig. 2), qualifiés de complexes réitérés.

Le développement de la première inflorescence se réalise dans la majorité des cas au sommet de l'axe principal. Mais il n'est pas rare que celle-ci se développe de manière simultanée sur quelques rameaux latéraux vigoureux. Dans certains cas le développement des inflorescences se réalise uniquement sur les branches (pl. 3-21, fig. 3).

4.1.4 L'arbre adulte : édification de la cime

La croissance monopodiale du jeune teck, conforme au modèle de Rauh, prend fin lors de la transformation du méristème terminal en inflorescence (pl. 3-22, fig. 1). Toutefois, la floraison terminale provoquant la mortalité du méristème végétatif n'interrompt pas complètement le développement de l'arbre. En effet, à l'aisselle des dernières ou avant dernières paires de feuilles situées sous l'inflorescence, deux relais orthotropes se mettent en place, issus de bourgeons latents, pour la poursuite de développement en hauteur (pl. 3-22, fig. 2). Ces relais gardent une croissance végétative durant 1 ou 2 ans avant de fleurir à leur tour (pl. 3-22, fig. 2). Tout comme l'axe principal, l'apex de ces axes relais se transforme en inflorescence et entraîne le développement de deux relais. La floraison envahit progressivement toutes les branches constituant la couronne (pl. 3-2, fig. 3). Avec le vieillissement des axes, les modules successifs sont de plus en plus petits et fleurissent tous les ans. Ainsi, la cime de l'arbre s'arrondit et devient de plus en plus complexe par l'empilement de séries successives de modules. L'édification de la cime se fait par un développement sympodial. Celle-ci acquiert un développement conforme au modèle architectural de Leuwenberg (pl. 3-22, fig. 4).

Fig. 1

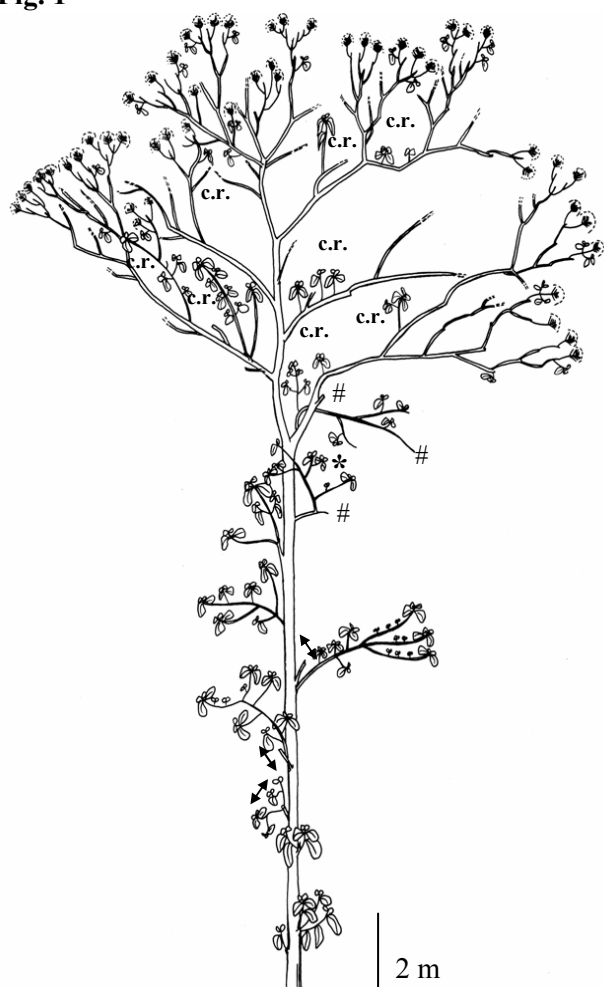


Fig. 2

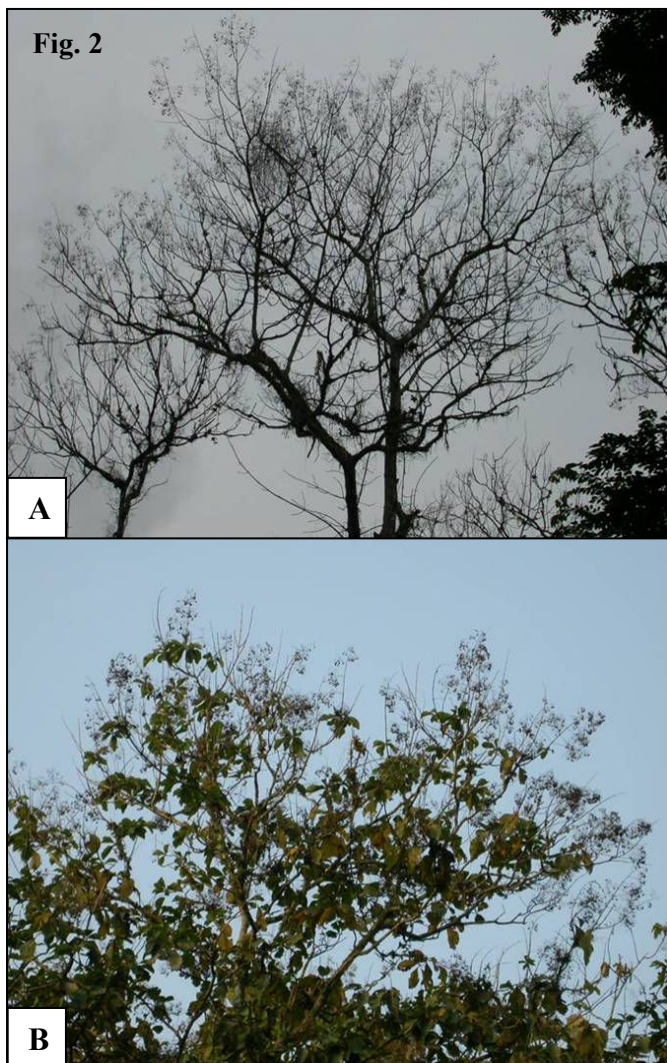
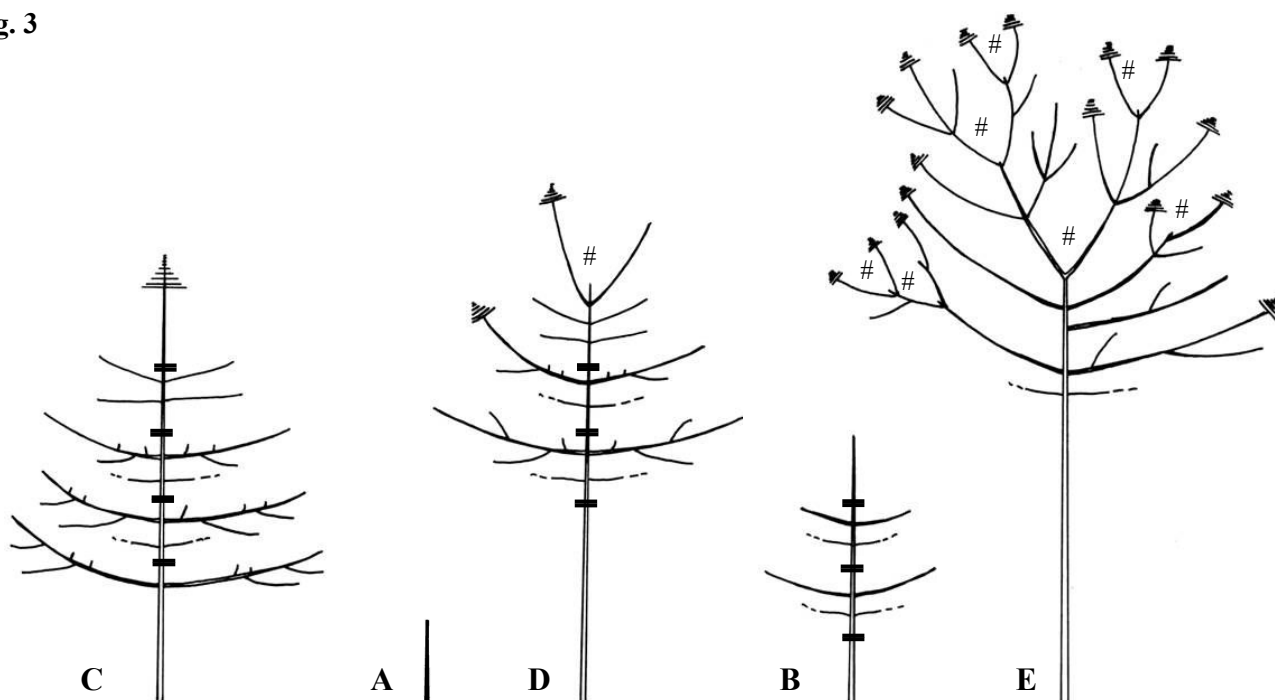


Fig. 3



4.1.5 L'arbre âgé

L'empilement de modules successifs de plus en plus petits a envahit toute la couronne (pl. 3-23, fig. 1, 2). Parallèlement à ce phénomène un nombre croissant de complexes réitérés proleptiques (différés) se développent sur les branches maîtresses (pl. 3-23, fig. 1). Les branches basses meurent et les parties distales mortes sont remplacées par des rameaux à développement différé de quelques années. Ces derniers donnent des complexes réitérés qui se ramifient de manière différée pendant quelques années (3-5 ans) avant de fleurir à leur tour. Les complexes réitérés les plus développés sont situés dans la partie basale de la couronne tandis que les plus petits sont situés dans la partie haute de la couronne. Pendant cette période, le diamètre du tronc augmente et des contreforts se forment.

4.1.6 La séquence de développement

Les jeunes *T. grandis* montrent un tronc orthotrope, monopodial, à phyllotaxie opposée-décussée et à croissance rythmique (pl. 3-24). Dans la troisième année, ils mettent en place des branches à développement différé d'une année dans la partie médiane de l'unité de croissance. Ces branches monopodiales, à croissance rythmique ont une direction de croissance horizontale à oblique. A ce stade les Tecks ont une couronne élancée et sont conformes au modèle de Rauh. La floraison terminale sur l'axe principal met fin à cette phase de croissance monopodiale. Un développement sympodial s'instaure avec le développement de modules successifs de plus en plus petits au cours des années (modèle de Leeuwenberg). Parallèlement, des complexes réitérés se forment sur les branches maîtresses. La couronne devient plus dense et sa forme s'arrondie. Le diamètre du tronc augmente fortement et des contreforts apparaissent.

Planche 3-23: Architecture de *T. grandis* : l'arbre âgé et la séquence de développement.

Figure 1 : Vieux teck âgé de 35 ans présentant une couronne arrondie et dense avec la présence de nombreuses inflorescences en périphérie de la couronne et un envahissement progressif de la couronne par des complexes réitérés. # mortalité, c.r. = complexes réitérés, ✂ = élagage manuel.

Figure 2 : (A) couronne défeuillée d'un teck d'une trentaine d'années et (B) couronne feuillée d'un teck d'une vingtaine d'années.

Figure 3 : La séquence de développement de *Tectona grandis*.

A : Jeune arbre monopodial à phyllotaxie opposée-décussée non ramifié et à croissance rythmique.

B : Jeune arbre portant des branches à développement différé d'une année.

C : Apparition de la première inflorescence en position terminale de l'axe principal.

D : Continuité de la croissance par le développement de deux axes relais qui fleuriront à leur tour ainsi que les branches de la couronne. La croissance devient sympodiale : ouverture de la cime.

E : Envahissement de la couronne par les inflorescences et les axes relais dont la taille diminue d'un module sur l'autre.

mortalité, ≡ = inflorescence, = : arrêt de croissance.

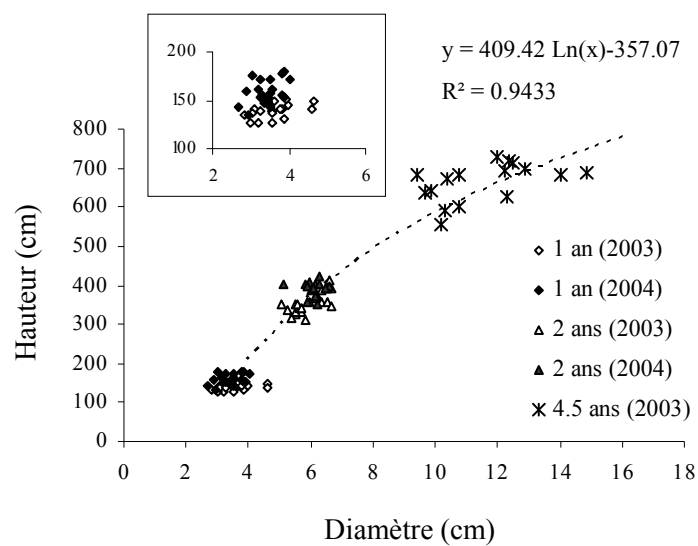


Planche 3-24 : Caractéristiques de l'axe principal (A1) chez *Tectona grandis*.

Relation entre la hauteur totale et le diamètre à la base d'arbres âgés de 1, 2 et 4.5 ans mesurés en 2003 et 2004.

4.2 Modalités de croissance et de ramification

4.2.1 Hauteur totale, diamètre à la base et nombre de branches du tronc

Les Tecks, âgés de 1 à 4.5 ans, ont une forte augmentation de leur hauteur totale et de leur diamètre à la base (tab. 4-12, pl. 3-24). Les arbres mesurés en début de saison sèche sont significativement plus hauts que ceux mesurés en fin de saison sèche (tab. 3-12). En ce qui concerne le diamètre à la base aucune différence significative n'apparaît pour les arbres de même âge. Ainsi les arbres mesurés en 2003 sont plus trapus avec une relation hauteur / diamètre significativement plus faible pour un même âge donné. De manière globale, les arbres ont tendance à être plus élancés avec l'âge.

Tableau 3-12 : Effectif, hauteur totale en cm (\pm IC 5%), diamètre basal en cm (\pm IC 5%), rapport hauteur sur diamètre (\pm IC 5%), nombre moyen de branches d'ordre 2 (\pm IC 5%), nombre moyen d'entre-nœuds (\pm IC 5%) et longueur moyenne des entre-nœuds (\pm IC 5%) de l'axe principal des tecks de 1 an, 2 ans, 3 ans et 4.5 ans. Les comparaisons des distributions, réalisées par le test de Mann-Whitney-Wilcoxon, sont représentées par les lettres a, b, c, d, e, f, g. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change d'une population à l'autre, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%.

	1 an 2003	1 an 2004	2 ans 2003	2 ans 2004	3 ans	4.5 ans
Effectif	20	20	20	15	15	16
Hauteur totale (cm)	138.7 \pm 3.7a	158.5 \pm 6.1b	353.8 \pm 13c	390.6 \pm 11d	508.39 \pm 24e	663.43 \pm 30.1f
Diamètre basal (cm)	3.58 \pm 0.2a	3.4 \pm 0.16a	5.96 \pm 0.22b	6.08 \pm 0.16b	8.29 \pm 0.4c	11.53 \pm 0.8d
H / D	39.1 \pm 1.9a	46.8 \pm 2.2b	59.8 \pm 1.8c	64.4 \pm 2.7d	61 \pm 2.6c	58 \pm 3.38c
Nbre moyen d'A2	-	-	-	-	7.2 \pm 1.1	17.12 \pm 2.4
Nbre d'EN sur l'A1	24.3 \pm 1.03a	26.3 \pm 1.9a	48.3 \pm 2.4b	39.8 \pm 2.2c	69.33 \pm 2.3d	81.23 \pm 4.3e
Longueur des EN (cm)	5.4 \pm 0.4a	5.7 \pm 0.42a	6.9 \pm 0.34b	9.5 \pm 0.48c	-	8.82 \pm 4.3c

Les arbres âgés de 1 et 2 ans sont formés par un tronc non ramifié. Les premiers rameaux apparaissent chez les arbres de 3 ans et leur nombre augmente avec l'âge de l'arbre.

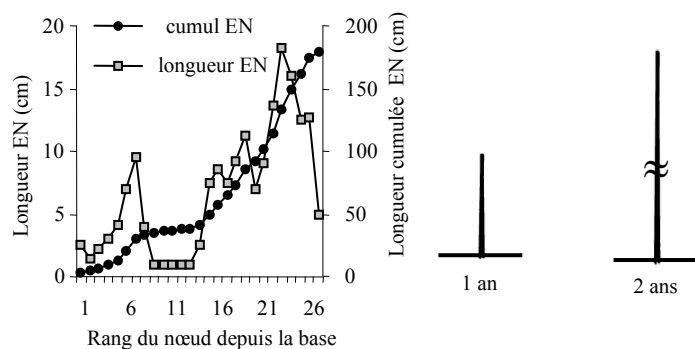
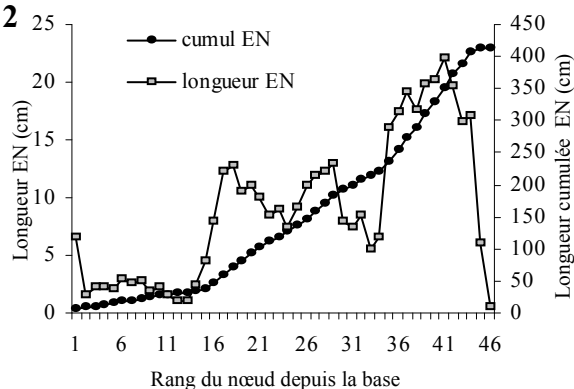
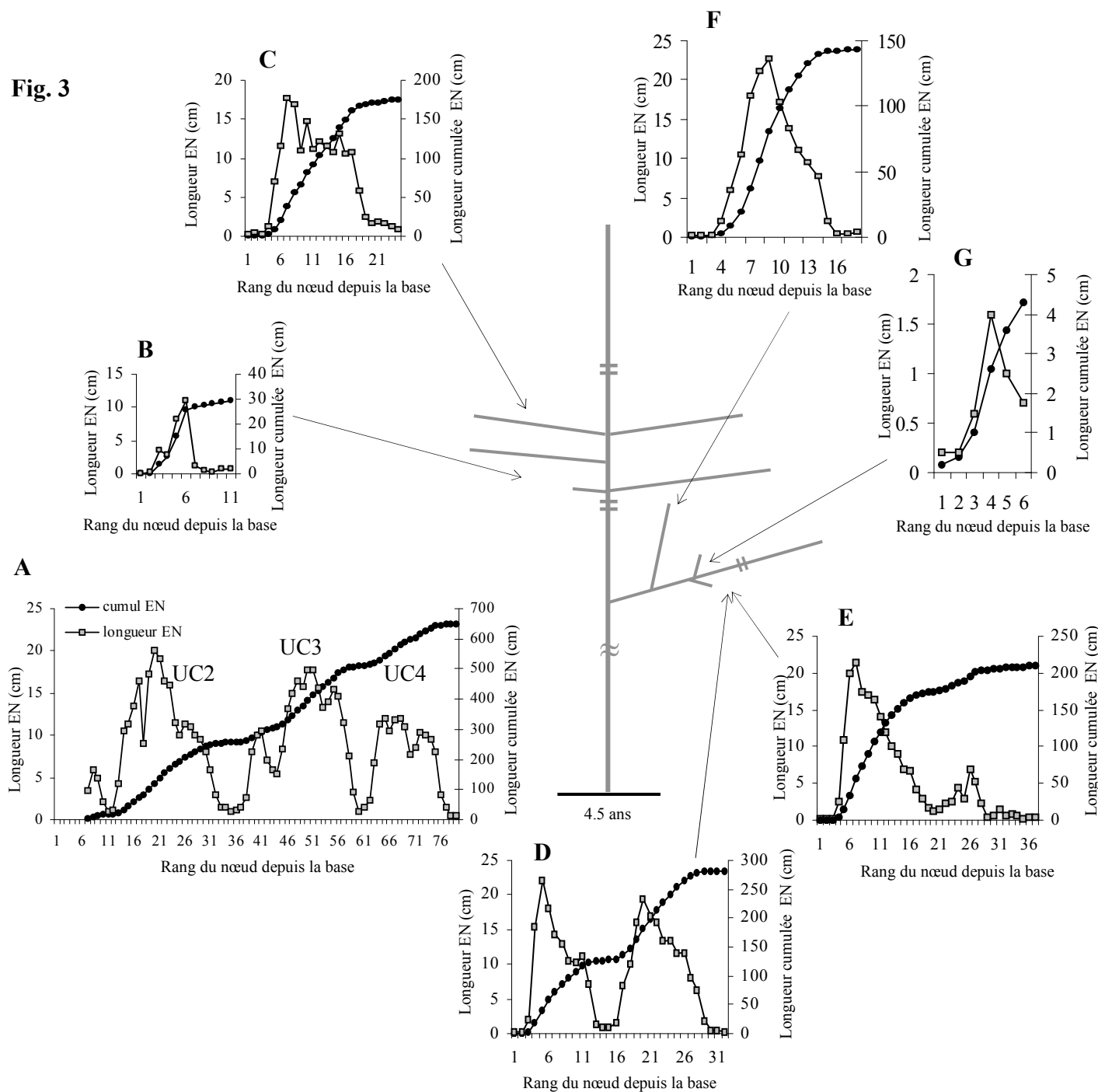
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3**

Planche 3-25 : Longueur des entre-nœuds sur le tronc et les différentes catégories d'axe chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Longueur successive et cumulée des entre-nœuds selon le rang du nœud depuis la base de l'axe principal pour un arbre de âgé de 1 an.

Figure 2 : Longueur successive et cumulée des entre-nœuds selon le rang du nœud depuis la base de l'axe principal pour un arbre de âgé de 2 ans.

Figure 3 : Longueur successive et cumulée des entre-nœuds (A) de l'axe principal, (B) d'un rameau court d'ordre 2, (C) d'un rameau long d'ordre 2, (D et E) de 2 rameaux de 2 ans, (F) d'un rameau long d'ordre 3 et (G) d'un rameau court d'ordre 3 chez les arbres âgés de 4.5 ans. EN = entre-nœud.

4.2.2 Longueur des entre-nœuds

- *Le tronc*

L'évolution de la longueur des entre-nœuds successifs et cumulés depuis la base jusqu'au sommet de l'axe principal indique des variations dans le rythme de croissance (pl. 3-25). Les arbres âgés de 1 an et de 2 ans en 2003 et 2004 présentent de fortes variations de la longueur des entre-nœuds successifs qui rendent compte d'une phase d'adaptation suite à leur transplantation dans la parcelle (pl. 3-25, fig. 1, 2). La rythmicité de la croissance est beaucoup plus nette pour les arbres âgés de 4.5 ans avec une alternance d'entre-nœuds longs et d'entre-nœuds courts permettant de bien distinguer les unités de croissance (pl. 3-25, fig. 3A).

Pour les 2 populations de 1 an aucune différence significative de la longueur moyenne des entre-nœuds n'apparaît. La longueur moyenne des entre-nœuds augmente avec l'âge des arbres (tab. 3-12). L'écart des longueurs des entre-nœuds influence fortement la hauteur totale des arbres.

- *Les branches des arbres de 4.5 ans*

Les branches portées par l'UC3 ont développé une unité de croissance caractérisée par des entre-nœuds courts à la base puis des entre-nœuds longs et pour finir des entre-nœuds courts en fin d'unité de croissance (pl. 3-25, fig. 3B, 3C). Le caractère différé de la ramification est traduit par une succession courte d'entre-nœuds de petites tailles situés à la base de la première unité de croissance. Deux types de rameaux se distinguent : les rameaux longs (RL) à entre-nœuds longs (pl. 3-25, fig. 3C) et les rameaux courts (RC) à entre-nœuds courts (pl. 3-25, fig. 3B).

Les branches, âgées de 2 ans, situées sur l'UC2, sont caractérisées par 2 unités de croissance (pl. 3-25, fig. 3D, E). Deux types de branches ont pu être identifiés : (i) des branches ayant leurs 2 unités de croissance avec des entre-nœuds longs (pl. 3-25, fig. 2D) et (ii) des branches avec une première unité de croissance à entre-nœuds longs et la suivante à entre-nœuds courts (pl. 3-25, fig. 2E).

La première unité de croissance de ces branches de 2 ans porte deux types de rameaux d'ordre 3, des rameaux longs (pl. 3-25, fig. 3F) et des rameaux courts (pl. 3-25, fig. 3G).

Fig. 1

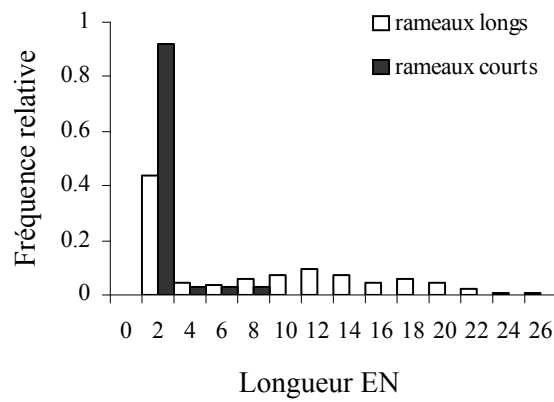


Fig. 2

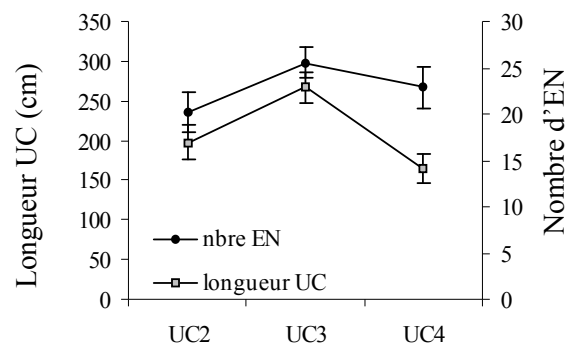


Planche 3-26 : Caractéristiques des premières branches des arbres âgés de 3 ans et des unités de croissance des arbres de 4.5 ans.

Figure 1 : Fréquence relative de la distribution des longueurs des entre-nœuds en fonction du type de rameau.

Figure 2 : Longueur moyenne des unités de croissance UC2, UC3 et UC4 et nombre moyen d'entre-nœuds par unité de croissance pour les arbres âgés de 4.5 ans. EN = entre-nœuds, UC = unité de croissance.

4.2.3 Caractéristiques des premières branches

Les premiers rameaux se développent sur les arbres âgés de 3 ans au niveau de la deuxième unité de croissance. 31 rameaux ont été décrits sur 15 arbres. La distribution des longueurs totales montre une très forte variabilité depuis des branches de 1.8 cm jusqu'à une branche mesurant plus de 2 mètres. Le diamètre à la base, corrélé positivement avec la longueur ($R^2 = 0.70$, $p < 0.0001$), varie de 0.47 cm à 2.96 cm. Par contre, en terme de nombre d'entre-nœuds, la variabilité est moins prononcée avec des branches constituées de 6 entre-nœuds jusqu'à des branches de 16 entre-nœuds. La longueur totale de la branche est corrélée avec le nombre d'entre-nœud ($R^2 = 0.75$, $p < 0.0001$). L'hétérogénéité de la longueur totale des branches est due aux fortes différences dans la longueur moyenne des entre-nœuds. Ceux-ci varient de 0.2 à 6 cm avec en moyenne 0.7 ± 0.4 cm pour les rameaux courts et de 0.2 à 26 cm avec en moyenne 7.1 ± 0.8 cm pour les rameaux longs (pl. 3-26, fig. 1).

4.2.4 Caractéristiques des différentes catégories d'axe

- Nombre d'entre-nœuds

Le nombre total d'entre-nœuds formant l'axe principal augmente significativement avec l'âge de l'arbre (tab. 3-12). Pour les arbres âgés de 1 an, mesurés en 2003 et 2004, aucune différence significative n'apparaît dans le nombre total d'entre-nœuds. Les arbres âgés de 2 ans mesurés en 2004 sont plus hauts et sont constitués de moins d'entre-nœuds que ceux mesurés en 2003 (tab. 3-12).

Chacune des 3 unités de croissance décrite (UC2, UC3 et UC4) sur le tronc des arbres âgés de 4.5 ans ne présente pas de différence significative concernant leur nombre d'entre-nœuds avec respectivement 20 ± 2 , 25 ± 3 et 23 ± 2 entre-nœuds en moyenne (pl. 3-26, fig. 2),

Les distributions du nombre d'entre-nœuds des axes d'ordre 2 portés par l'avant dernière unité de croissance (UC3) et des axes d'ordre 3 porté par la première unité de croissance des branches âgées de 2 ans sont ajustées par un mélange de lois permettant de distinguer les rameaux courts et les rameaux longs (pl. 3-27, fig. 1). Qu'ils soient d'ordre 2 ou d'ordre 3, les rameaux courts ne se différencient pas par leur nombre de nœuds. Par contre, les rameaux longs d'ordre 2 sont plus longs que ceux d'ordre 3.

Les branches âgées de 2 ans sont caractérisées par un nombre moyen d'entre nœuds supérieur pour la deuxième unité de croissance sans que celui-ci soit significatif (pl. 3-27, fig. 1).

Fig. 1

Nombre d'EN

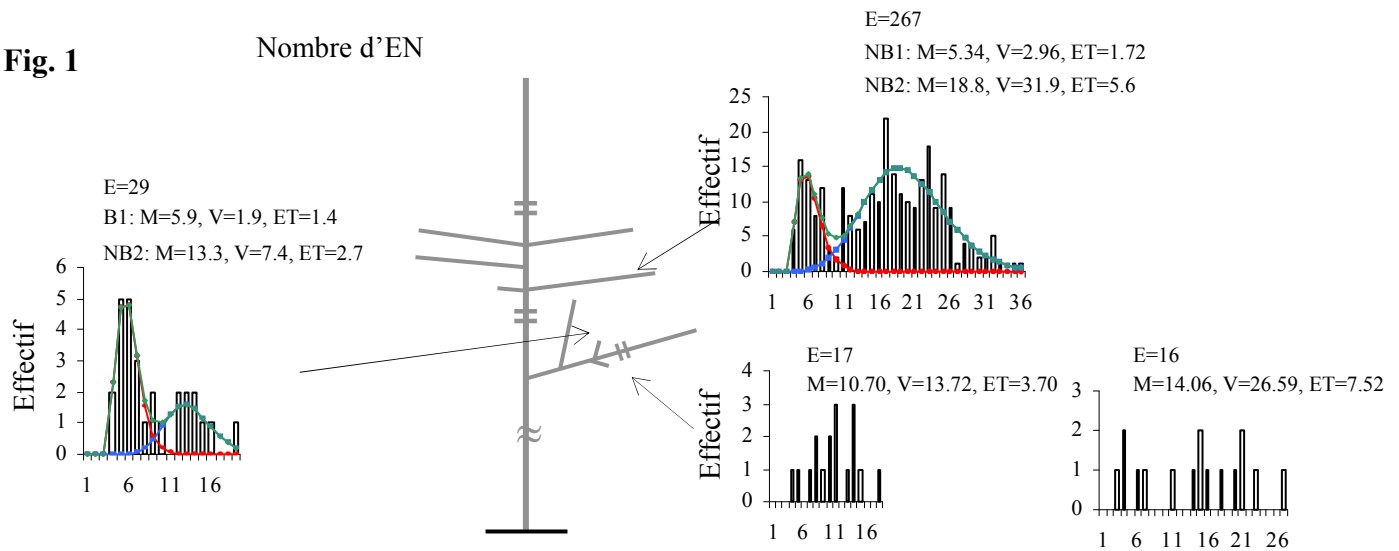


Fig. 2

Longueur

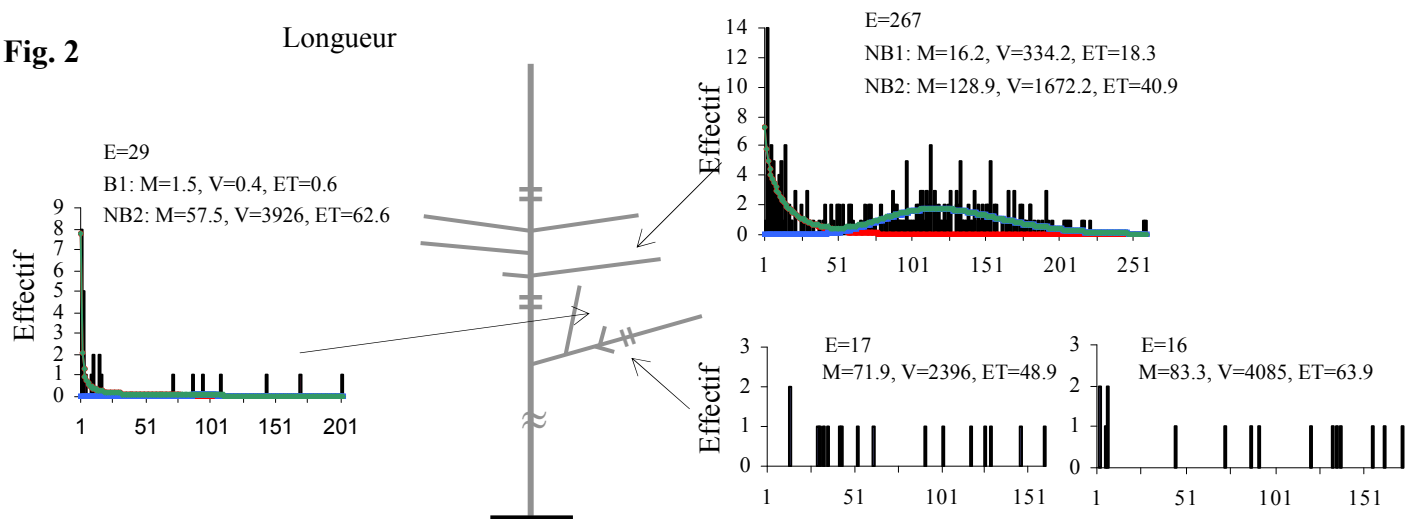


Fig. 3

Diamètre

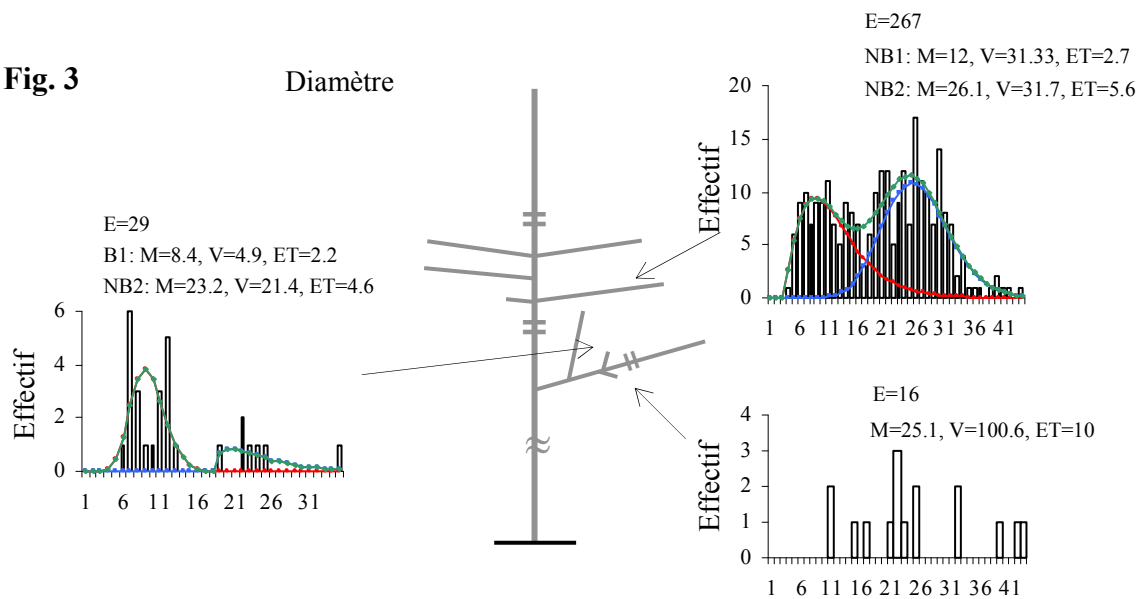


Planche 3-27 : Caractéristiques des différentes catégories d'axes chez *Tectona grandis* âgé de 4.5 ans.

Figure 1 : Distribution du nombre d'entre-nœuds des axes.

Figure 2 : Distribution de la longueur totale des axes.

Figure 3 : Distribution du diamètre basal des axes.

E = effectif, M = moyenne, V = variance, ET = écart type, B1 = 1^{ère} loi binomiale du mélange, NB1 = 1^{ère} loi binomiale négative du mélange, NB2 = 2^{ème} loi binomiale négative du mélange.

- Longueurs des axes

L'UC2 du tronc des arbres âgés de 4.5 ans est caractérisée par une longueur moyenne de 198 ± 22 cm, la suivante est significativement plus longue avec en moyenne 267 ± 19 cm tandis que la dernière unité de croissance est significativement plus petite comparée aux 2 précédentes avec 164 ± 19 cm de long en moyenne.

Les distributions des longueurs des axes d'ordre 2 (porté par l'UC3) et d'ordre 3 (porté par la première unité de croissance des branches de 2 ans) sont ajustées par un mélange de lois permettant de distinguer les rameaux courts et les rameaux longs (pl. 3-27, fig. 2). Contrairement au nombre d'entre-nœuds, les rameaux courts et les rameaux longs d'ordre 2 sont significativement plus longs que ceux de l'ordre 3.

Les premières et deuxièmes unités de croissance des branches âgées de 2 ans ne présentent pas de différences significatives de leur longueur même si toutefois les deuxièmes unités de croissance ont tendance à être plus longues (pl. 3-27, fig. 2).

- Diamètres des axes

La distribution du diamètre basal des rameaux d'ordre 2 et d'ordre 3 est bimodale (pl. 3-27, fig. 3). Cette distribution bimodale est ajustée par un mélange de lois. Les rameaux courts et les rameaux longs d'ordre 3 se distinguent par un diamètre moyen respectivement plus petit que celui des axes d'ordre 2. Le diamètre des branches de 2 ans est similaire en moyenne à celui des branches de 1 an (pl. 3-27, fig. 3).

- Nombre de branches par unité de croissance

L'UC2 est caractérisée par 2.3 ± 1.3 rameaux encore présents sur l'arbre. L'UC3 quant à elle est caractérisée par 21 ± 3 rameaux tandis que la dernière unité de croissance, l'UC4, n'est pas ramifiée. Le nombre total de branches pour chacune des UC3 varie fortement avec un minimum de 7 branches et un maximum de 28 branches. Aucune relation n'apparaît entre le nombre d'entre-nœuds de l'unité de croissance correspondante et le nombre de branches.

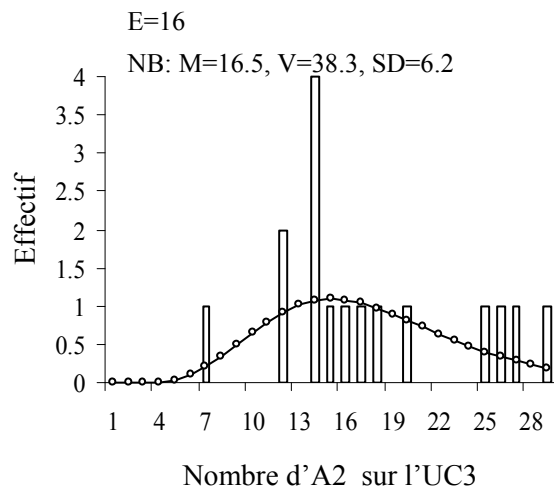
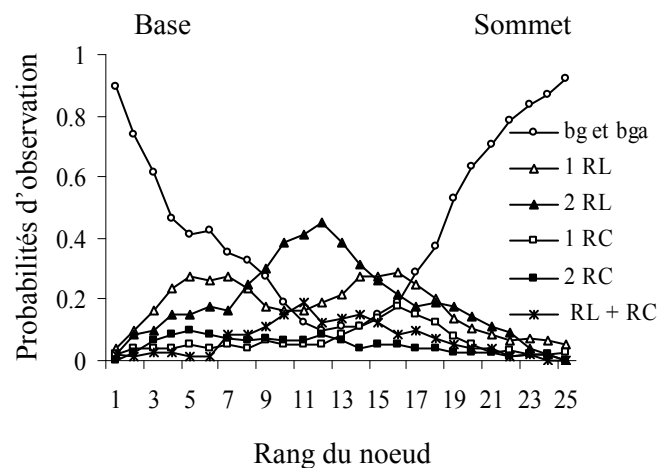
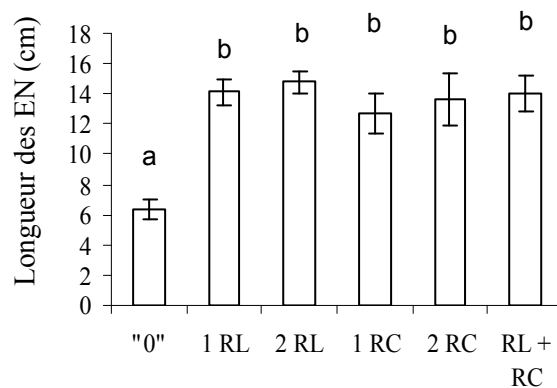
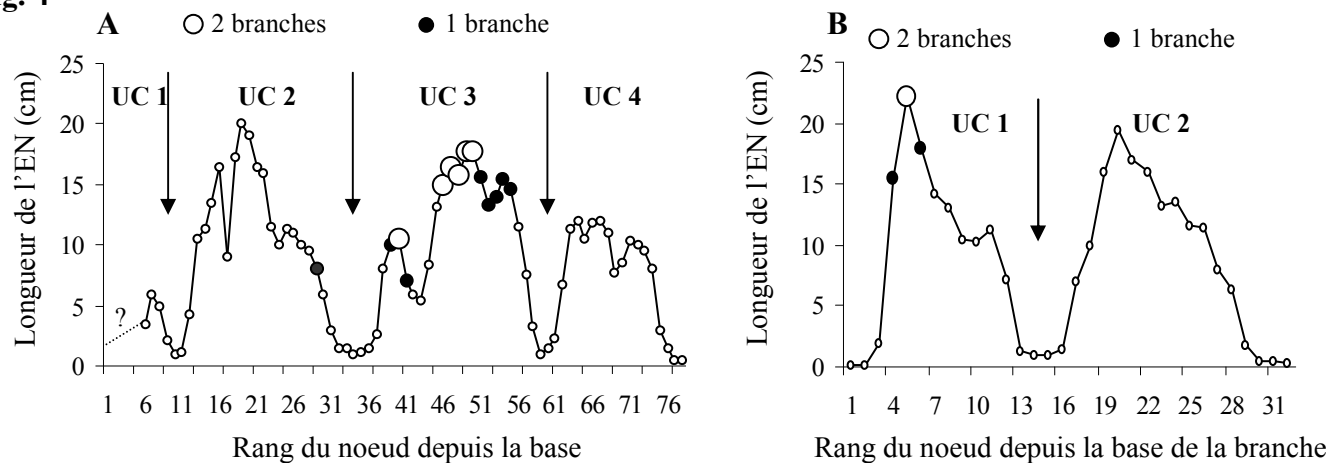
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Fig. 4**

Planche 3-28 : Organisation de la ramification sur l'axe principal des arbres âgés de 4.5 ans.

Figure 1 : Distribution du nombre d'axes d'ordre 2 sur l'UC3. E = effectif, M = moyenne, V = variance, ET = écart type, NB = loi binomiale négative.

Figure 2 : Probabilités d'observation des différents types de rameaux. Bg = bourgeon, bga = bourgeon avorté, RC = rameau court, RL = rameau long.

Figure 3 : Longueur moyenne des entre-nœuds selon les différents types de productions axillaires. "0" = bourgeon et bourgeon avorté.

Figure 4 : Longueur des entre-nœuds successifs et positionnement des nœuds portant 1 et 2 branches au niveau des unités de croissance successives d'un tronc (A) et d'une branche (B).

4.2.5 Ramification différé et rythmique

L'organisation de la ramification chez le Teck a été réalisée sur l'ensemble des UC3 des 16 arbres âgés de 4.5 ans. Le nombre de branches sur cette unité de croissance varie du simple au triple avec en moyenne de 16.5 ± 6.2 branches (pl. 3-28, fig. 1).

Au niveau du nœud, différentes possibilités d'expression des méristèmes axillaires sont observées : bourgeon, rameau court et rameau long. Les productions axillaires s'organisent en plusieurs zones révélées par le point de vue intensité (pl. 3-28, fig. 2). Les nœuds non ramifiés sont situés aux deux extrémités de l'unité de croissance tandis que les nœuds portant 2 branches apparaissent dans la partie médiane de l'unité de croissance. Les nœuds ayant développés qu'une seule branche sont situés de part et d'autre du pic des nœuds avec 2 branches. Les rameaux courts sont mélangés aux rameaux longs sans organisation préférentielle au sein de l'unité de croissance.

Qu'ils soient longs ou courts, les rameaux sont portés par des entre-nœuds significativement plus longs que les nœuds non ramifiés (pl. 3-28, fig. 3). Les branches sont alors situées au milieu des unités de croissance que ce soit pour les unités de croissance du tronc (pl. 3-28, fig. 4A) ou des branches (pl. 3-28, fig. 4B).

Fig. 1

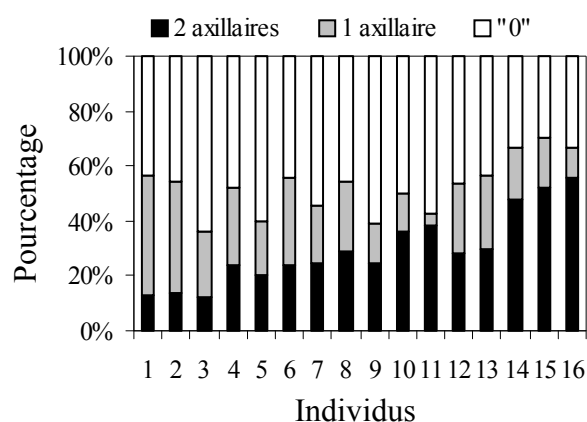


Fig. 2

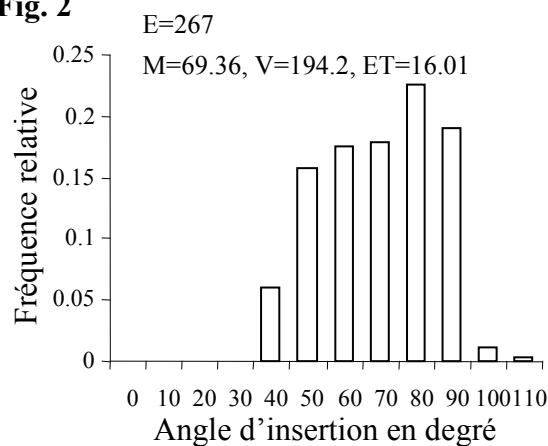


Fig. 3

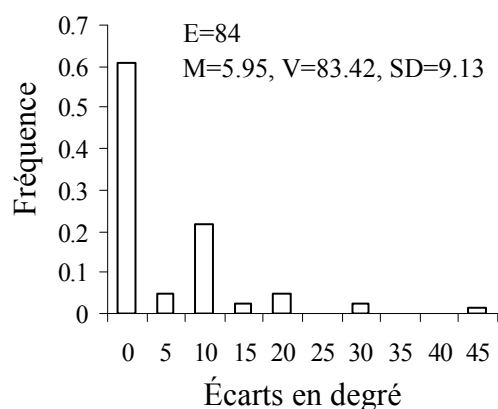


Fig. 4

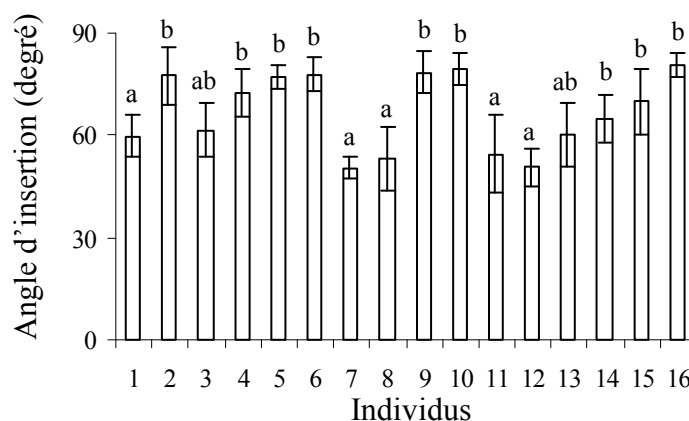


Planche 3-29 : Géométrie des axes d'ordre 2 situés sur l'UC3.

Figure 1 : Pourcentage de nœud non ramifié, de nœud portant 1 axillaire et 2 axillaires au sein des UC3. "0" = bourgeon et bourgeon avorté.

Figure 2 : Fréquence relative des angles d'insertion des rameaux courts et des rameaux longs au sein de l'UC3.

Figure 3 : Fréquence relative des écarts de l'angle d'insertion entre les 2 branches d'un même nœud.

Figure 4 : Angle d'insertion moyen (\pm IC5 %) de toutes les branches des UC3 pour les 16 arbres. Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%.

4.2.6 Géométrie des axes

La proportion des productions axillaires —2 axillaires, 1 axillaire ou « nœud vide »— varie fortement entre arbres rendant compte d'une variabilité élevée des modalités de ramification (pl. 3-29, fig.1). Certains arbres sont caractérisés par une forte proportion de nœuds portant 1 axillaire tandis que d'autres ont une proportion plus élevée de 2 axillaires. La proportion de nœuds non ramifiés varie aussi fortement entre arbre.

Pour l'ensemble des branches (rameaux longs et rameaux courts), l'angle d'insertion varie de 40° à 100° par rapport à l'axe porteur avec en moyenne $69 \pm 16^\circ$. Aucune relation n'apparaît entre l'angle d'insertion et la longueur des branches ($R^2 = 0.06$). Lorsque 2 branches (2RL, 2RC ou 1RC+1RL) sont portées par le même nœud, leurs angles d'insertion sont similaires pour 60% des cas (pl. 3-29, fig. 3). Les écarts des angles d'insertion entre les 2 branches sont en moyenne de $6 \pm 9^\circ$. Les angles d'insertion des branches varient fortement entre individus (pl. 3-29, fig. 4). Par exemple, l'arbre 7 est caractérisé par un angle d'insertion moyen de ces branches de $50 \pm 3^\circ$ qui est significativement plus faible que celui de l'arbre 16 avec $79 \pm 4^\circ$ en moyenne.

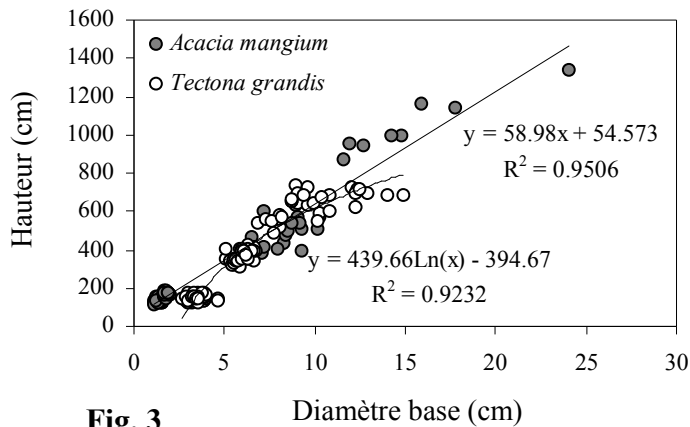
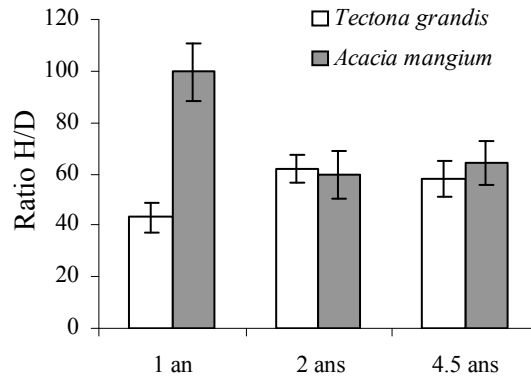
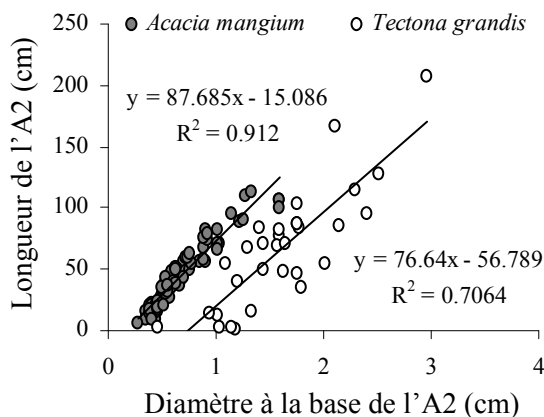
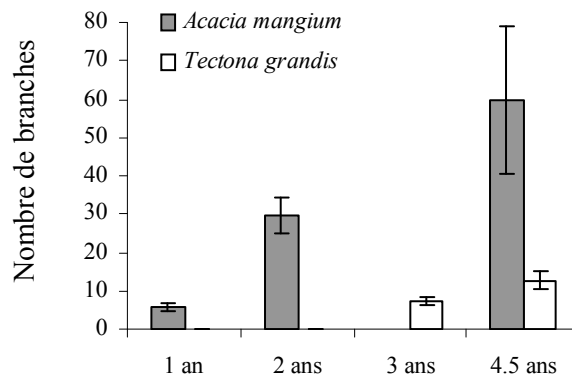
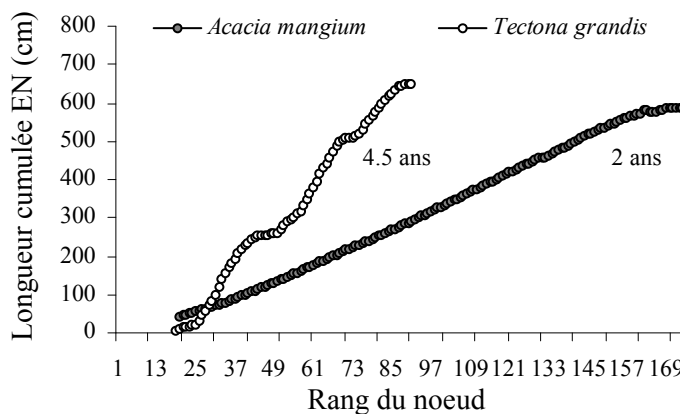
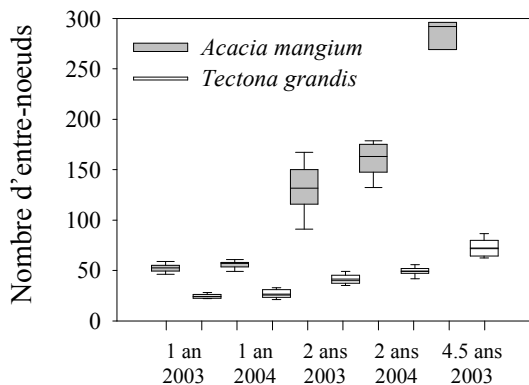
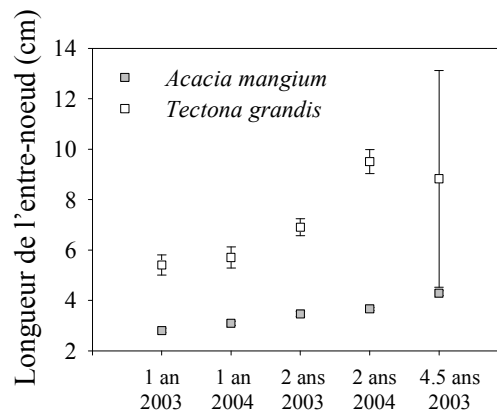
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Fig. 4****Fig. 5****Fig. 6****Fig. 7**

Planche 3-30 : Comparaison *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

Figure 1 : Relation hauteur totale sur diamètre basal de l'axe principal chez les Acacias et les Tecks âgés de 1 à 4.5 ans.

Figure 2 : Moyenne et écart-type du ratio hauteur totale sur diamètre basal (H/D) de l'axe principal chez les Acacias et les tecks âgés de 1 à 4.5 ans.

Figure 3 : Relation longueur totale sur diamètre basal des branches chez les Acacias âgés de 2 ans et les Tecks âgés de 3 ans.

Figure 4 : Moyenne et écart-type du nombre de branches sur l'axe principal chez les Acacias et les Tecks âgés de 1 à 4.5 ans.

Figure 5 : Longueur cumulée des entre-nœuds pour un Acacia âgé de 2 ans et un Teck âgé de 4.5 ans.

Figure 6 : Moyenne et écart-type du nombre d'entre-nœuds de l'axe principal pour Acacia et Teck âgés de 1, 2 et 4.5 ans.

Figure 7 : Moyenne et écart-type de la longueur des entre-nœuds de l'axe principal pour Acacia et Teck âgés de 1, 2 et 4.5 ans.

5 Comparaison des 2 espèces

5.1 Developement architectural

Acacia mangium et *Tectona grandis* se distinguent par des architectures très contrastées (tab. 3-13). Leurs axes orthotropes, se développent de manière continue chez l'Acacia tandis que le Teck est caractérisé par une croissance rythmique. Les modalités de ramification rythmique pour ces deux espèces s'expriment de manière immédiate chez l'Acacia et différée chez le Teck. Le développement des inflorescences en position latérale chez l'Acacia n'affecte pas la croissance monopodiale tandis que chez le Teck la floraison terminale met fin au développement monopodial qui devient alors sympodial.

5.2 Caracteristiques dendrometriques et morphologiques

La première année de croissance, les Acacias et les Tecks ont une hauteur totale similaire tandis qu'ils se distinguent par leur diamètre à la base. Les années suivantes, la croissance des Acacias est significativement plus élevée comparée à celle du Teck (pl. 3-30, fig.1). Le ratio hauteur / diamètre est 2 fois plus élevée chez les Acacias que chez les tecks âgés de 1 an, qui sont plus trapus (pl. 3-30, fig. 2). Agés de 2 et 4.5 ans, les Acacias et les Tecks ne présentent pas de différence significative du ratio H/D. La relation entre la longueur et diamètre montre clairement que les branches du Teck sont plus trapues que celles de l'Acacia (pl. 3-30, fig. 3). Les Acacias se distinguent par un nombre de branches significativement plus élevé comparé au Teck en fonction de leur âge (pl. 3-30, fig. 4). Le nombre d'ordres de ramification est plus élevé chez l'Acacia que chez le Teck (tab. 3-13).

Pour deux arbres de hauteur totale similaire, le profil des longueurs des entre-nœuds selon le rang du nœud depuis la base révèle que l'Acacia (âgé de 2 ans) et le Teck (âgé de 4.5 ans) se développent selon 2 modalités de croissance différentes (pl. 3-30, fig. 5). L'Acacia est constitué par des longueurs d'entre-nœuds successifs similaires tandis que le Teck est caractérisé par des entre-nœuds longs et des entre-nœuds courts. Ainsi le développement de l'Acacia est assimilé à une croissance continue et celui du Teck à une croissance rythmique.

Pour un âge donné, l'axe principal des Acacias est constitué par un nombre d'entre-nœuds significativement plus élevé que celui du Teck (pl. 3-30, fig. 6). Par contre, la longueur de chacun des entre-nœuds est significativement plus élevée pour les Tecks comparé aux Acacias (pl. 3-30, fig. 7). L'important écart-type pour les Tecks âgés de 4.5 ans rend compte de la

variabilité de longueurs des entre-nœuds due à la croissance rythmique, alternance d'entre-nœuds longs et d'entre-nœuds courts.

Tableau 3-13 : Comparaison des caractéristiques architecturale, dendrométrique, morphologique et géométrique chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis* en fonction de leur âge (1 à 4.5 ans). Nb = nombre.

Variables	<i>Acacia mangium</i>			<i>Tectona grandis</i>
Architecture				
Mode de croissance	Monopodiale			Sympodiale
Direction de croissance	Orthotrope			Orthotrope
Croissance	Continue			Rythmique
Ramification - dans l'espace - dans le temps	Rythmique Immédiate			Rythmique Différée
Inflorescence	Latérale			Terminale
Phyllotaxie	Alterne spiralée			Opposée-décussée
Dendrométrie				
Hauteur (H)	1.36-12.16 m	++	--	1.38-6.63 m
Diamètre (D)	1.40-14.1 cm	-	+	3.5-11.5
Ratio H / D	99-60	=	=	43-60
Morphologie				
Nb de rameaux total	6.55-82	++	--	7.2 (3 ans)-17
Nb ordre de ramification	5	++	--	3
Nombre EN	52-285	++	++	24-81
Longueur EN	2.8-4.2 cm	--	++	5.4-9.5 cm
Géométrie				
Angle insertion branches	Variable intra-arbre			Variable inter-arbre

Chapitre 4 : Répartition et caractéristiques des organes foliaires chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*

1 Objectifs

L'objectif de ce chapitre est de comprendre les modalités de l'interception de la lumière via l'étude des organes foliaires. La répartition et la distribution de ces derniers sont caractérisées au sein de la couronne en fonction de l'âge des arbres et des différentes catégories d'axes. La géométrie de ces deux types d'organes assimilateurs : feuille et phyllode est prise en compte non seulement pour comprendre les stratégies d'interception de la lumière mais aussi pour acquérir les valeurs des paramètres nécessaires à la construction des représentations tridimensionnelles des arbres afin de simuler l'interception au cours du développement des arbres (chapitre 5).

Les organes foliaires sont des marqueurs pertinents pour mieux comprendre le développement et la croissance des arbres : les caractéristiques morphologiques, anatomiques et biochimiques des feuilles évoluent non seulement en fonction de l'âge, de la taille de la plante (Niinements et Kull, 1994) mais également en fonction des conditions environnementales (Nicolini et Chanson, 1999; Roggy *et al.*, 2005). Ainsi, les caractéristiques des feuilles et des phyllodes ont été étudiées à travers l'âge des arbres, la position dans la couronne et l'âge de l'organe foliaire.

2 Matériels et méthodes

2.1 Détermination de la surface foliaire

2.1.1 Surface foliaire individuelle

Les surfaces des organes foliaires ont été déterminées par une méthode indirecte non destructive. Pour caractériser la surface foliaire seule la longueur du limbe a été mesurée sur le terrain. Ainsi pour l'Acacia et le Teck la surface foliaire individuelle a été estimée respectivement par les relations allométriques suivantes : $SF_A = 0.291 (LL)^{1.8974}$, $\epsilon^2 = 0.0060$ (L)^{3.244} et $SF_T = 0.328 (LL)^{2.093}$, $\epsilon^2 = 0.0094$ (L)^{3.722} avec SF correspondant à la surface foliaire estimée (en cm²), LL à longueur du limbe (en cm) et ϵ^2 le terme d'erreur.

2.1.2 Surface foliaire au niveau des axes et de la couronne

Afin d'estimer la surface foliaire totale pour les différentes catégories d'axes pour l'Acacia et le Teck, des relations allométriques ont été développées en fonction de la longueur, du diamètre et du nombre d'entre-nœuds des axes.

2.2 Distribution des angles foliaires

2.2.1 Mesure des angles foliaires chez *Acacia mangium*

Les observations et les mesures concernant la distribution des feuilles dans la couronne des Acacias et des Tecks ont été abordées au cours de la deuxième mission en 2004 (tab. 4-1).

Tableau 4-1 : Echantillons utilisés pour mesurer les angles foliaires chez *Acacia mangium*. Les types d'axes ont été choisis avec des orientations et des éclairagements différents déterminés via des photographies hémisphériques. E = effectif.

Age	Lieu	E	Type d'axe	Orientation	Eclaircement
1 an	Bima Sakti	20	Tronc	Vertical	100 %
		42	Branches (A2)	Oblique	100 %
2 ans	Bima Sakti	10	Tronc	Vertical	100 %
		10	Branches (A2)	Vertical	100 %
		10	Branches (A2)	Oblique	100 %
		10	Branches (A2)	Horizontal	100 %
3 ans	Karang Sakti	20	Rameaux (A3)	Horizontal	100 %
		20	Rameaux (A3)	Horizontal	16 %
		20	Rameaux différés (A3)	Horizontal	16 %
		20	Rameaux différés (A3)	Vertical	16 %

La géométrie des feuilles a été décrite via 3 types de mesures d'angles à l'aide d'un rapporteur et d'un inclinomètre (pl. 4-1, fig. 1 et 2) :

- L'angle d'insertion du pétiole sur la tige principale, nommé α , est compris entre 0° et 180° (pl. 5-1, fig. 1) ;
- L'angle du limbe par rapport à l'horizontale (ou « roulis »), nommé h , est compris entre 0° et $\pm 90^\circ$ (pl. 4-1, fig. 1) ;
- La torsion du pétiole, angle entre le point d'insertion du pétiole et le limbe, nommé t , est compris entre 0° et 90° (pl. 4-1, fig. 2).

Pour chaque phyllode mesuré sur les branches, sa position par rapport à l'axe porteur a été décrite selon 3 modalités : (i) position supérieure, (ii) position inférieure et (iii) position latérale.

2.2.2 Mesure des angles foliaires chez *Tectona grandis*

La géométrie des feuilles de Teck a été étudiée lors de la deuxième campagne de mesure de 2004 dans le but de caractériser la disposition des feuilles au sein de la couronne. Différents types d'axe ont été étudiés pour des arbres d'âges différents (tab. 4-2).

Tableau 4-2 : Echantillons utilisés pour mesurer les angles foliaires chez *Tectona grandis*. Les types d'axes ont été choisis avec des orientations différentes, des entre-nœuds courts et/ou longs et pour 2 types d'éclaircement : plein soleil et mi-ombre. E = effectif, Lg. EN = longueur des entre-nœuds.

Age	Lieu	E	Type d'axe	Orientation	Lg. EN	Eclaircement
1 an	Binagun	20	Tronc (A1)	Vertical	Long	Soleil
2 ans	Binagun	20	Tronc (A1)	Vertical	Long	Soleil
3 ans	Binagun	30	Branches (A2)	Oblique	Long	Soleil
5 ans	Jatikerto	10	Branches (A2)	Vertical/oblique	Long	Mi-ombre
		10	Branches (A2)	Horizontal	Long	Mi-ombre
		10	Branches (A2)	Horizontal	Court	Mi-ombre
		10	Rameaux (A3)	Vertical	Long	Mi-ombre
		10	Rameaux (A3)	Vertical	Court	Mi-ombre

Pour chaque catégorie d'axe (A1, A2 et A3) sélectionnée, les mesures ont porté sur le diamètre, la longueur totale, le nombre d'entre-nœuds et la description de toutes les feuilles de l'axe. Pour chaque feuille sa longueur a été mesurée. La surface foliaire a été déterminée à

Fig. 1

	Vue de profil	Vue de face	Vue du dessus
Feuilles verticales			
Feuilles obliques			
Feuilles horizontales			

Fig. 2

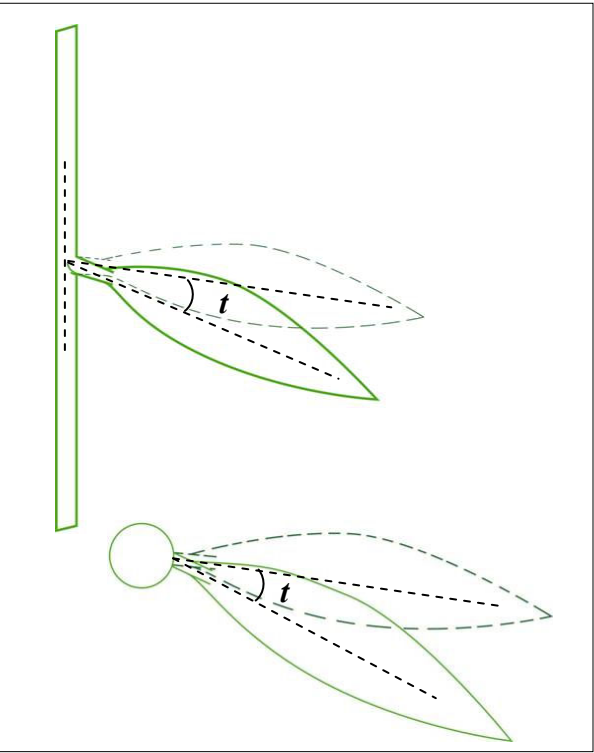


Fig. 3

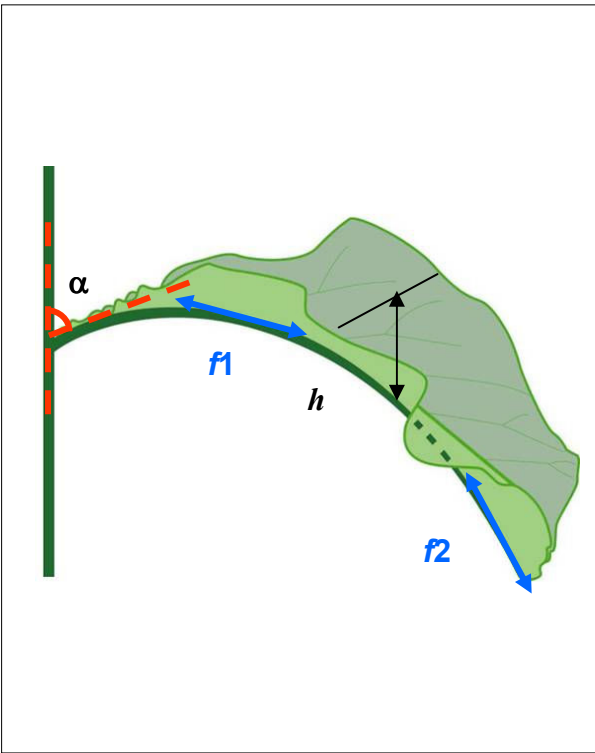


Planche 4-1 : Mesure des angles foliaires.

Figure 1 : Angle d’insertion (α) et angle du limbe par rapport à l’horizontale. Pour les phyllodes d’Acacia verticaux $h = 90^\circ$, pour les phyllodes horizontaux $h = 0^\circ$.

Figure 2 : Angle de torsion du pétiole par rapport à l’axe porteur (t) mesuré chez Acacia et Teck.

Figure 3 : Angle d’insertion du pétiole sur la tige (α), angles de flexion du limbe ($f1$ et $f2$) et la longueur entre la nervure centrale et les bords du limbe (h) pour les feuilles de Teck.

partir de photos numériques. La géométrie des feuilles du Teck est décrite au moyen de différentes mesures d'angles (pl. 4-1, fig. 3) réalisées à l'aide d'un rapporteur, d'une boussole et d'un inclinomètre :

- L'angle d'insertion du pétiole sur la tige principale, nommé α , est compris entre 0° et 180° (pl. 4-1, fig. 3),
- Les angles de flexion du limbe par rapport à l'horizontale, nommés f , sont compris entre 0° et $\pm 90^\circ$. Deux angles de flexions (f_1 et f_2) ont été mesurés, le premier sur la tangente par rapport à zone de courbure du limbe et le deuxième sur la partie terminale de la nervure centrale (pl. 4-1, fig. 3),
- La torsion du pétiole, angle entre l'axe porteur du pétiole et le plan du limbe, nommé t , est compris entre 0° et 90° (pl. 4-1, fig. 2),
- La direction géographique des feuilles (ou « azimuth »), nommée az , est comprise entre 0° et 360° ;
- L'angle de gouttière, nommé g , est compris entre 0° et 180° . Cet angle, mesuré indirectement, est calculé grâce à la mesure de la hauteur (nommé h) des bords du limbe par rapport à la nervure centrale (pl. 4-1, fig. 3). L'angle de gouttière a été calculé par la relation trigonométrique ci-dessous indiquée sur le schéma d'une coupe de feuille vue de face où l correspond à la largeur de la feuille et h à la hauteur. La largeur du limbe est estimée par la relation

$$l = f(L).$$

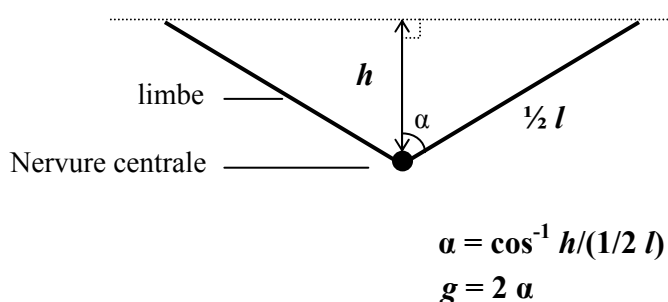


Fig. 1

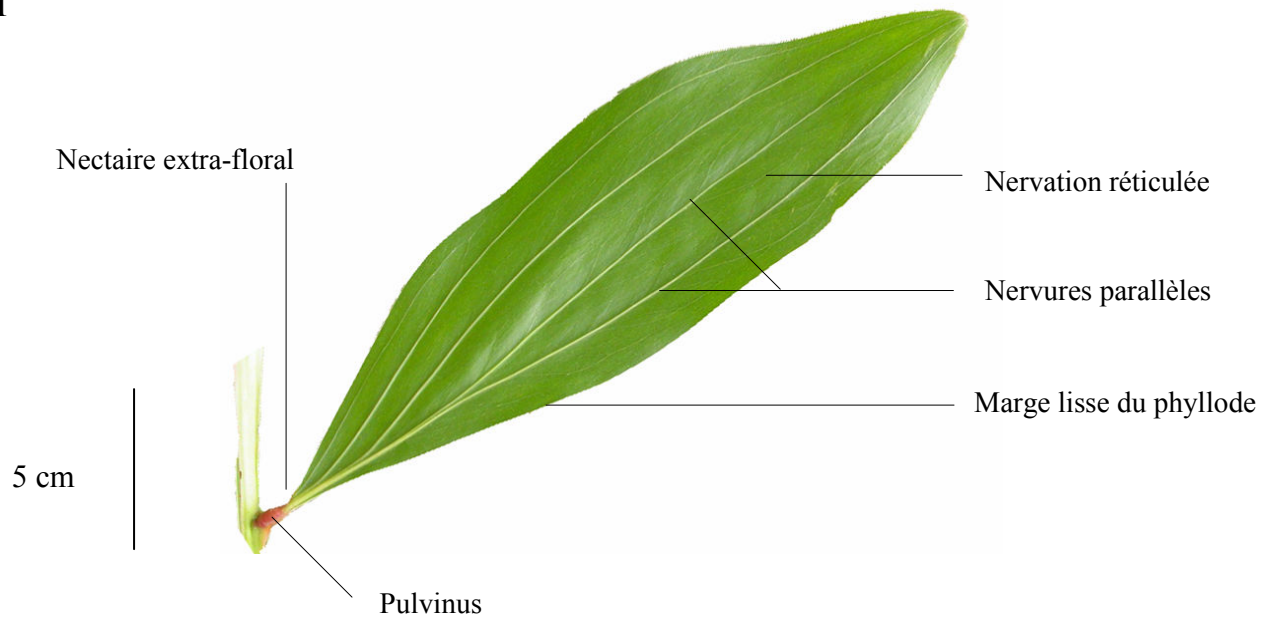


Fig. 2

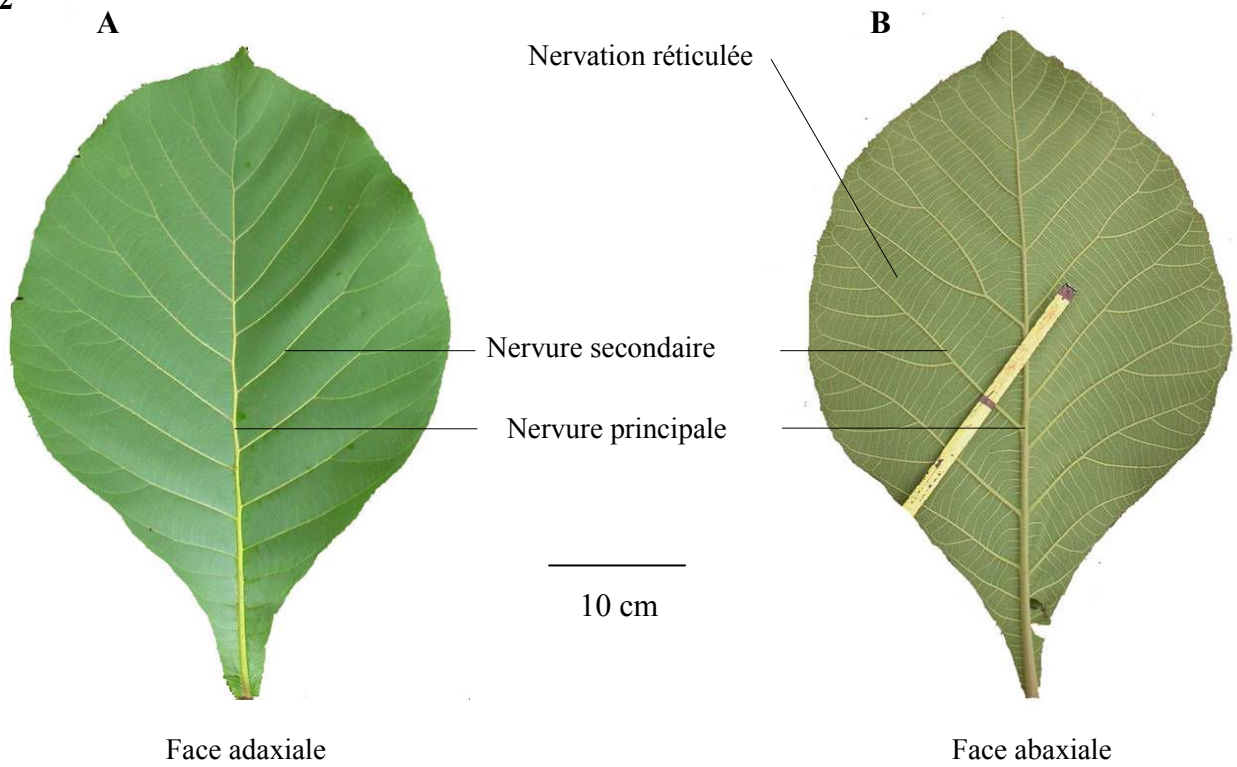


Planche 4-2 : Morphologie foliaire.

Figure 1: Phyllode d'*Acacia mangium*.

Figure 2 : Feuille de *Tectona grandis* vue sur la face adaxiale (A) et abaxiale (B).

2.3 Caractéristiques foliaires

2.3.1 Caractéristiques des organes foliaires

2.3.1.1 Distinction des deux faces du phyllode d'*Acacia mangium*

Les 2 faces du phyllode de l'*Acacia* ne présentent aucune différence de structure. La surface du limbe des 2 faces est lisse, brillante et présente des nervures parallèles saillantes (pl. 4-2, fig. 1). Entre les nervures parallèles, apparaît tout un réseau de nervures très fines anastomosées. Ce réseau distingue les phyllodes d'*Acacia mangium* des feuilles de Monocotylédones. Chaque phyllode possède un nectaire extra-floral toujours situé sur la partie supérieure à la base du limbe. Ainsi, une face « A » est différenciée d'une face « B » par la position du nectaire-extrafloral.

Dans le cadre du protocole d'analyse foliaire, certaines mesures devaient être réalisées sur les 2 faces ou sur une face bien précise (i.e. propriétés optiques des feuilles et comptage stomatique). Afin de pouvoir être sûr de faire des mesures toujours sur les mêmes faces, la position de ce nectaire-extrafloral a été prise en considération.

2.3.1.2 Distinction de la face supérieure et inférieure de la feuille de *Teck*

La feuille de *Teck*, simple, à nervation pennée a une symétrie dorsi-ventrale (pl. 4-2, fig. 2). La face adaxiale, de couleur verte, rugueuse, est orientée vers le haut tandis que la face abaxiale, de couleur blanchâtre, est orientée vers le bas. Le limbe a une structure gaufrée. Les nervures, très épaisses, sont saillantes sur la face abaxiale.

2.3.2 Echantillonnages des organes foliaires

2.3.2.1 Echantillonnage au niveau des axes

Afin de rendre compte de variations des caractéristiques foliaires chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis* des prélèvements foliaires ont été réalisées selon 3 variables (pl. 4-3, fig. 1) :

- L'âge de l'arbre : 1 an, 2 ans et 3 ans ;
- La position dans la couronne : Pour l'*Acacia*, 3 positions ont été sélectionnées : tronc (sommet de la couronne), branches obliques (partie médiane de la couronne) et branches horizontales (partie basale de la couronne). Pour le *Teck*, où les

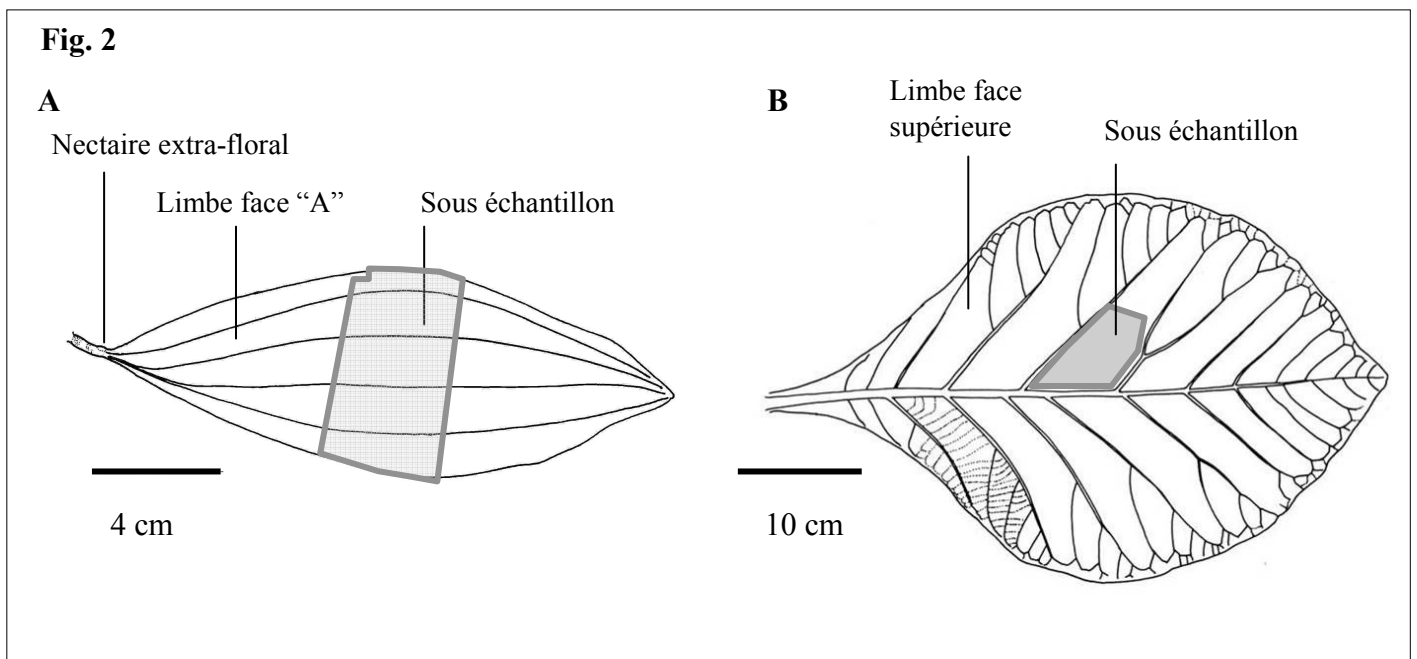
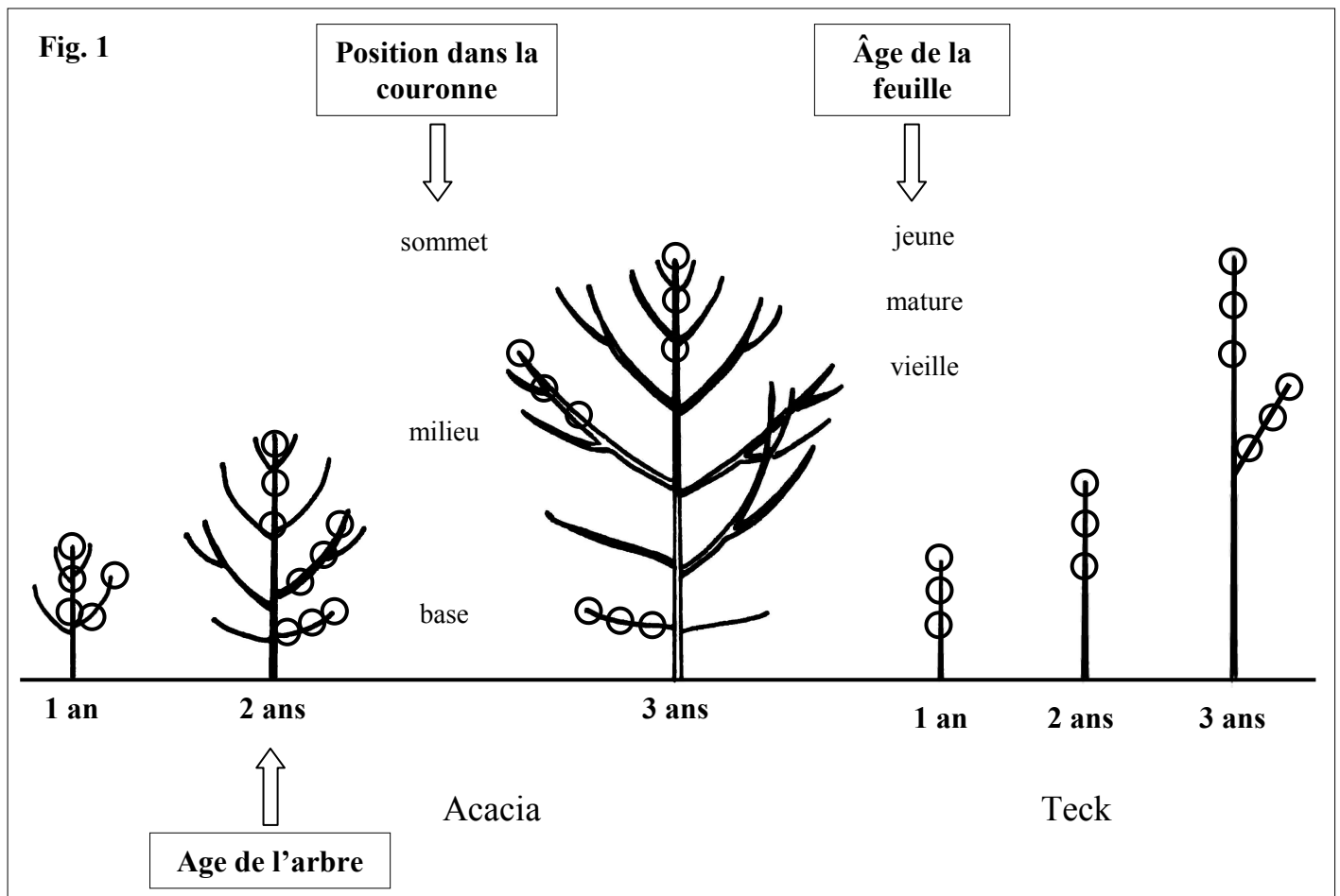


Planche 4-3 : Protocole d'échantillonnage des organes foliaires.

Figure 1 : Positionnement des prélèvements des feuilles pour l'Acacia et le Teck selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne et l'âge de la feuille.

Figure 2 : Zone de prélèvement des échantillons foliaires pour l'Acacia (A) et le teck (B) a été indiquée en grisé.

premières branches apparaissent à l'âge de 3 ans, les feuilles ont été échantillonnées sur les troncs des arbres âgés de 1 an, 2 ans et 3 ans et les branches obliques des arbres de 3 ans ;

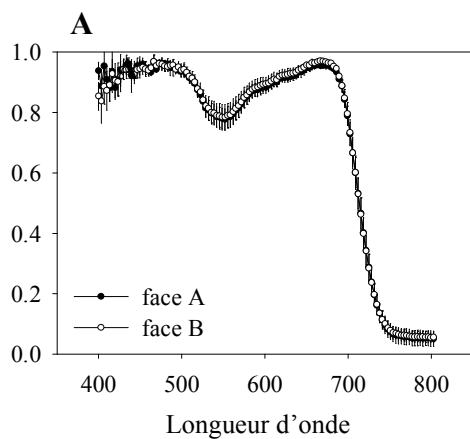
- L'âge de la feuille : 3 feuilles d'âges différents ont été prélevées : jeunes feuilles, feuilles matures et vieilles feuilles. Les jeunes feuilles échantillonnées correspondent à des feuilles ayant fini leur croissance, les vieilles feuilles ont été prélevées à la base de la partie feuillée de l'axe et les feuilles matures ont été échantillonnées dans la partie médiane de l'axe feuillé.

Pour chaque âge d'arbre, chaque position dans la couronne et chaque âge de feuille, 6 échantillons ont été prélevés sur les troncs (6 individus différents) et 5 échantillons ont été récupérés pour les branches médianes et basales (5 individus différents).

2.3.2.2 Sous-échantillonnage foliaire

Le phyllode d'Acacia et la feuille de Teck sont de forme et de taille différentes. En raison des nombreuses mesures réalisées pour chacune des feuilles tout le limbe devait être conservé. Dans le but de garder la plus grande homogénéité pour chaque type de mesure des sous-échantillons ont été prélevés toujours au même endroit. Pour le phyllode d'Acacia, la partie médiane du limbe a été prélevée pour chacun des échantillons (pl. 4-3, fig. 2A) pour l'étude des propriétés optiques, de l'anatomie, de la densité stomatique et de la masse surfacique. Le restant de la feuille a servi pour les dosages biochimiques. Dans le cas de la feuille de Teck, qui est de taille beaucoup plus grande que le phyllode, le sous-échantillonnage a été réalisé sur la partie droite du limbe supérieur entre la nervure centrale et 2 nervures secondaires (pl. 4-3, fig. 2B). Le restant de la feuille a servi pour les dosages biochimiques.

Fig. 1



B

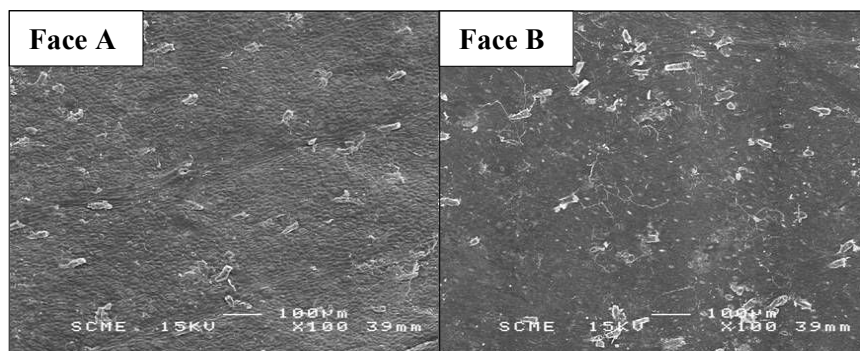
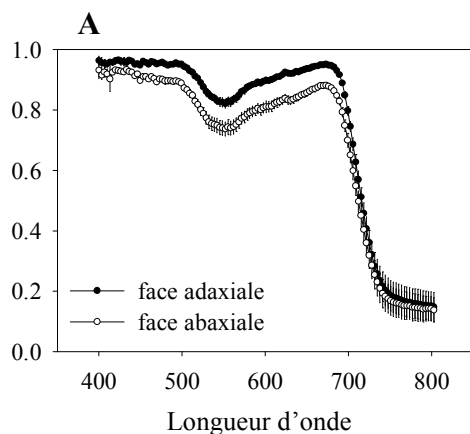


Fig. 2



B

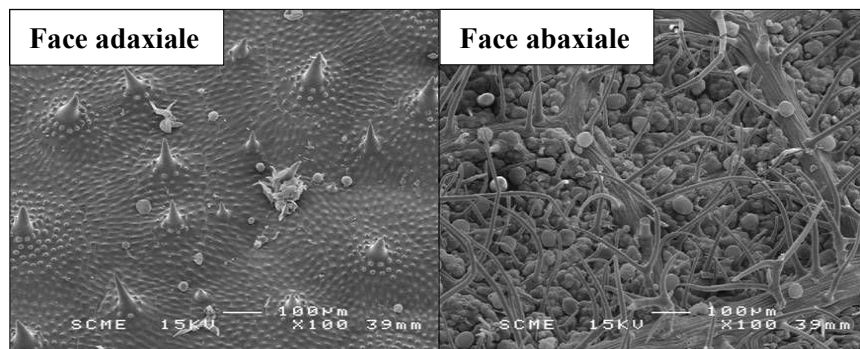


Fig. 3

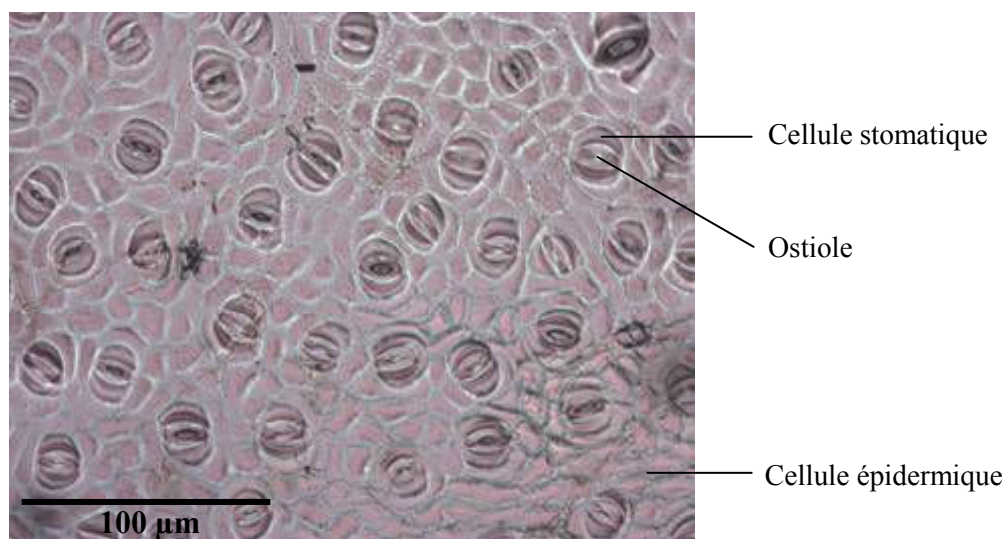


Planche 4-4 : Caractéristiques foliaires.

Figure 1: (A) Profil de l'absorbance dans le PAR pour les 2 faces du phyllode de l'Acacia et (B) photographies en microscopie électronique à balayage de la face A et de la face B du phyllode.

Figure 2: (A) Profil de l'absorbance dans le PAR pour les 2 faces de la feuille de Teck et (B) photographies en microscopie électronique à balayage de la face adaxiale et abaxiale de la feuille.

Figure 3 : Empreinte de l'épiderme de la face A du phyllode d'Acacia. Les stomates se distinguent très nettement des cellules épidermiques.

2.3.3 Protocole de mesure et d'analyse

2.3.3.1 Morphologie foliaire

Simultanément au prélèvement des feuilles sur les différents axes, une photo numérique a été prise pour chaque feuille afin d'en déterminer ultérieurement leur surface foliaire. Les feuilles mesurées ont été placées dans une glacière afin de les conserver pour les mesures suivantes.

2.3.3.2 Mesure des propriétés optiques

Les propriétés optiques des organes foliaires ont été mesurées, sur les 2 faces du sous-échantillon des feuilles (voir § 2.3.2.2), grâce à un spectroradiomètre (Unispec, PP Systems, USA). La réflectance (R) a été mesurée à l'aide d'une pince permettant de fixer une fibre optique avec un angle fixe de 60°. La transmittance (T) a été quantifiée à l'aide d'une sphère intégratrice. La réflectance et la transmittance ont été enregistrées tous les 3.4 nm d'intervalles entre 400 et 800 nm. Par la suite, l'absorbance (A) a pu être déterminée par la relation suivante : $A = 1 - (T + R)$ pour les mêmes intervalles de longueur d'onde.

Des analyses préliminaires ont montré que les 2 faces des phyllodes d'*A. mangium* ne présentent pas de différence significative de leurs propriétés optiques (pl. 4-4, fig. 1). Par contre, chez *T. grandis*, la face adaxiale absorbe significativement plus de lumière dans le PAR que la face abaxiale (pl. 4-4, fig. 2). Des vues au microscope électronique à balayage (pl. 5-4, fig. 1B, 2B) révèlent que les 2 faces de l'Acacia ont un aspect similaire tandis que la face abaxiale du Teck est constituée de nombreux trichomes et aspérités comparées à sa face adaxiale.

En vue de ne pas alourdir l'analyse des propriétés optiques, seule la face adaxiale des feuilles de Teck a été prise en considération et la face « A » dans le cas de l'Acacia. Pour des comparaisons entre feuilles, les valeurs prises par R, T et A ont été calculées dans le domaine du visible (400-700 nm).

Une fois les mesures des propriétés optiques réalisées, les sous-échantillons ont été ensuite placés pendant 5-6 jours dans du fixateur (20 ml paraformaldehyde 10 %, 2 ml glutaraldehyde 50 %, 1 g caféine 1%, 50 ml de tampon $\text{Na}_2\text{HPO}_4 + \text{NaH}_2\text{PO}_4$ 7% et de l'eau distillée qsp 100ml) puis transférés dans de l'alcool à 70° pour y être conservés pour des mesures ultérieures.

2.3.3.3 Dosage biochimique

La partie des feuilles conservée dans une glacière, a été utilisée pour des dosages de la teneur en chlorophylle totale, chlorophylle a, chlorophylle b, caroténoïdes et azote foliaire.

- Dosage des chlorophylles et des caroténoïdes

Pour chaque prélèvement, 2 g de matière fraîche ont été broyés (en évitant les nervures) et mélangés avec 10 ml d'acétone à 80%. Après 1 jour au frais, le mélange a été filtré puis 1 ml a été prélevé et mélangé avec 10 ml d'acétone à 80% (le facteur de dilution est de 11). Dans le cas des feuilles de Teck, une dilution supplémentaire a été réalisée car le mélange était trop saturé (facteur de dilution 110). Une fois les dilutions réalisées, les dosages des chlorophylles et des caroténoïdes ont été réalisés à l'aide d'un spectrophotomètre à différentes longueurs d'onde ($\lambda=663$ nm, $\lambda=646$ nm, $\lambda=645$ nm, et $\lambda=470$ nm). Par la suite, les teneurs en chlorophylle totale, a, b et caroténoïdes ont été obtenues par les équations suivantes :

- Chlorophylle totale (mg/l) = $20.2 \cdot A_{645} + 8.02 \cdot A_{663}$
- Chlorophylle a ($\mu\text{g/ml}$) = $12.21 \cdot A_{663} - 2.81 \cdot A_{646}$ (= Ca)
- Chlorophylle b ($\mu\text{g/ml}$) = $20.13 \cdot A_{646} - 5.03 \cdot A_{663}$ (= Cb)
- Caroténoïdes ($\mu\text{g/ml}$) = $(1000 \cdot A_{470} - 3.27 \cdot \text{Ca} - 104 \cdot \text{Cb}) / 229$

- Dosage de l'azote foliaire

Sur le restant des feuilles, 5 g de matière fraîche ont été pesés puis mis dans une étuve à 50-55°C pendant 48h. Les morceaux secs de feuille ont été réduits en poudre. Le dosage de l'azote foliaire déterminé à partir de la méthode Kjeldahl a été réalisé par l'équipe du laboratoire de physiologie végétale de l'université Brawijaya à Malang.

2.3.3.4 Morphologie foliaire fine

- Mesure de la masse surfacique foliaire (LMA)

Sur les morceaux de feuilles conservés dans les tubes, 3 morceaux ont été récupérés à l'aide d'un emporte pièce de 1 cm de diamètre (surface constante). Des morceaux de limbe foliaire ont été prélevés de façon la plus homogène possible en évitant les nervures. Ils ont été déposés dans des tubes eppendorf pour être ensuite séchés à l'étuve à une température de 50-55°C pendant environ 48 heures. Ils ont été pesés secs sur une balance de précision (10^{-4} g de précision). La masse surfacique foliaire (ou LMA, Leaf Mass Area en g/m^2) des organes foliaires a été calculée par le rapport « masse sèche / surface de l'échantillon ».

- Comptage des stomates

Dans le cas du phyllode d'Acacia où les 2 faces sont identiques, une étude préliminaire a montré qu'aucune différence significative du nombre de stomates n'apparaissait entre les 2 faces (Gueret, 2004). L'étude stomatique a été réalisée de manière homogène sur la face « A » pour chacun des cas. Pour les feuilles de Teck, le grand nombre de trichomes présent sur la face abaxiale a empêché le comptage stomatique (pl. 4-4, fig. 3).

Pour observer et compter les stomates une empreinte stomatique est réalisée par application d'un vernis incolore sur la surface du limbe. Celui-ci a été appliqué sur la face « A » des phyllodes d'Acacia. Une fois sec, le vernis est récupéré à l'aide d'un scotch double face puis ce dernier est collé (vernis sur le dessus) sur une lame afin de réaliser des observations au microscope. Les empreintes stomatiques (pl. 4-4, fig. 3) ont été comptées via le logiciel Openlab par retransmission de l'image sur un écran d'ordinateur à partir d'une caméra couleur. Une série de cinq comptages a été réalisée en différentes zones afin d'avoir une estimation moyenne représentative pour chacun des échantillons. Le nombre de stomates a été ensuite rapporté à l'unité de surface correspondant au mm².

2.3.3.5 Anatomie foliaire

2.3.3.5.1 Protocoles et caractéristiques anatomiques

L'étude atomique s'est déroulée en deux temps : (i) une approche qualitative où des coupes fines de 3µm ont été réalisées, à l'aide d'un microtome, afin d'étudier les différents types cellulaires constituant les organes foliaire de l'Acacia et du Teck et (ii) une approche quantitative où des coupes anatomiques ont été réalisées, à l'aide d'un vibratome, pour quantifier l'épaisseur des différents tissus.

Pour le Teck, toutes les coupes des feuilles échantillonnées ont été réalisées au microtome à une épaisseur de 3µm. La structure très scléreuse des feuilles de Teck n'a pas permis de réaliser des coupes à l'aide du vibratome même après avoir ramolli les feuilles dans un bain d'eau et de glycérol.

La comparaison quantitative des 2 espèces a pu être réalisée même si l'épaisseur des coupes était différente puisque l'étude porte sur la comparaison au niveau des différents tissus et non au niveau cellulaire.

- Protocole des coupes anatomiques au microtome

Les feuilles préalablement fixées et conservées dans l'alcool à 70° ont été déshydratées par passage dans différents bains d'éthanol dilué jusqu'à l'éthanol absolu. Les explants sont incubés dans un bain composé du milieu d'imprégnation et d'éthanol 100° pendant 2h. Puis ces derniers sont immergés dans le milieu d'imprégnation pur et conservés à 4°C pendant au moins 1 semaine. Les échantillons sont ensuite déposés dans de petits moules contenant une solution faite à base de milieu d'imprégnation et d'un accélérateur. Les morceaux de feuille doivent rester en position verticale dans le moule jusqu'à ce que la résine ait bien polymérisé. Une fois la résine complètement dure, les plots sont sortis des moules et collés sur un socle avec du ciment. Les coupes anatomiques ont été réalisées à l'aide d'un microtome électronique pour résine avec des lames « Kulzer ». Cette technique d'inclusion dans la résine permet de faire des coupes très fines de 3µm de grande qualité. Les coupes sont ensuite disposées sur une lame pour être colorées. La coloration utilisée est celle de l'acide périodique-Shiff-Naphtol Blue-Black.

- Protocole des coupes anatomiques au vibratome

L'utilisation du vibratome évite les longues phases de déshydratation et d'inclusion. Des échantillons foliaires d'Acacia conservés dans l'alcool 70° ont été inclus dans un gel d'agarose à 5% afin de maintenir l'explant vertical. Les morceaux d'agarose contenant chaque explant sont fixés à l'aide d'une colle cyanhydrique sur le support du vibratome. Des coupes de 15µm sont réalisées par passage d'une lame de rasoir dont la vitesse, la fréquence et l'amplitude de coupe a été réglée préalablement. Les coupes ont été ensuite placées entre lame et lamelle dans un mélange glycérol / eau distillée pour une meilleure qualité d'observation. Aucune coloration n'a été réalisée car les coupes étaient suffisamment contrastées pour la distinction des différents tissus foliaires.

Fig. 1

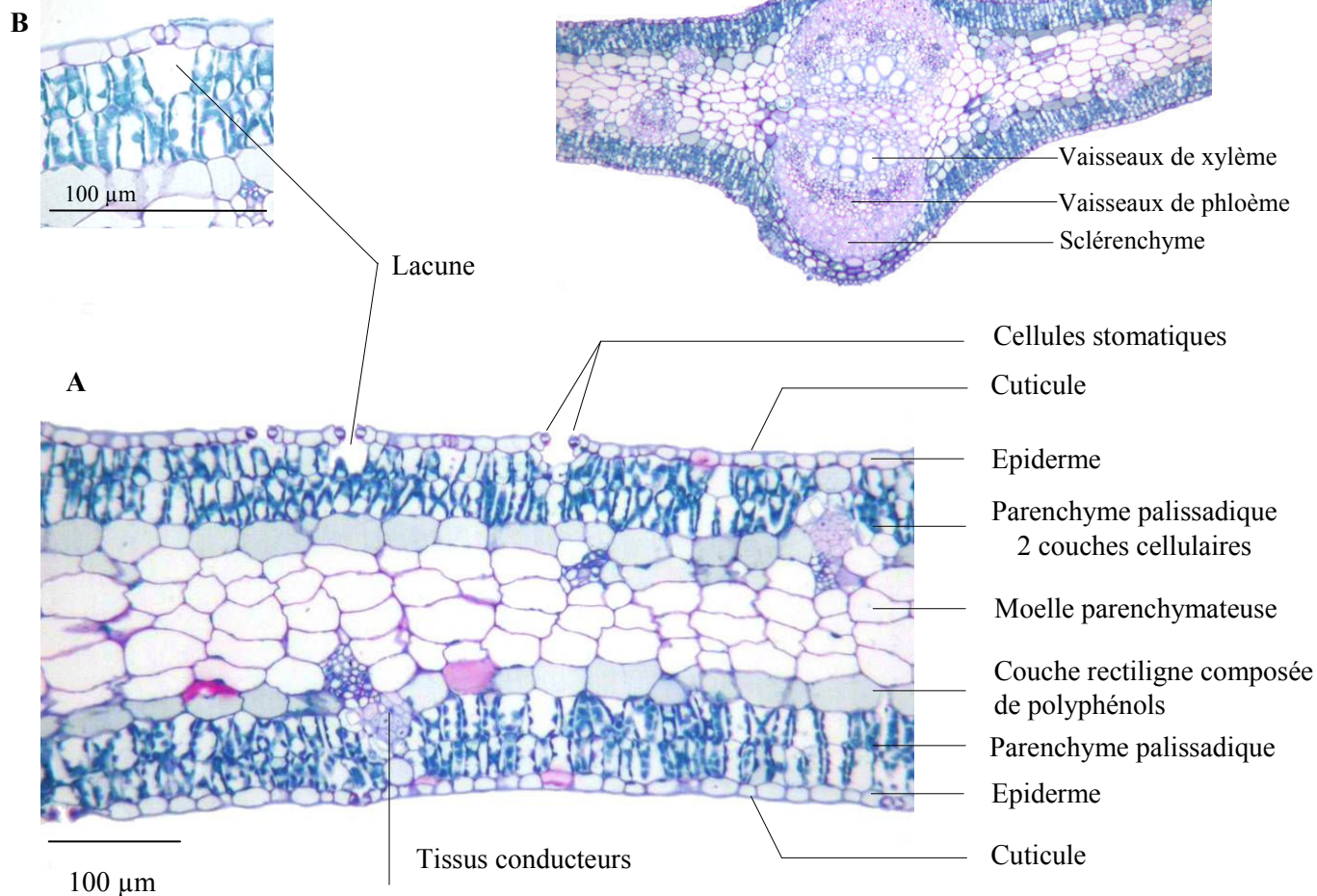


Fig. 2

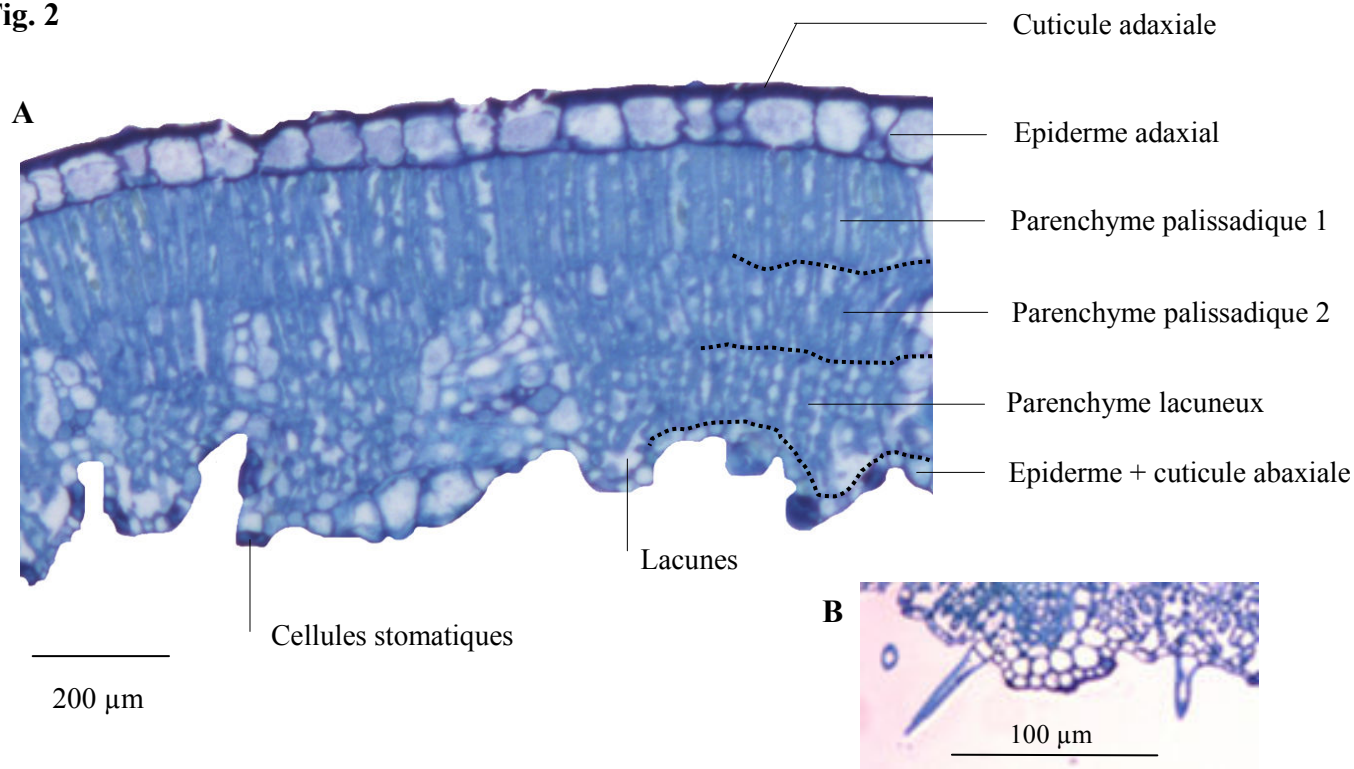


Planche 4-5 : Structure anatomique.

Figure 1 : (A) Coupe transversale de 3 μ m dans le phyllode de l'Acacia, (B) détail d'un stomate avec la chambre sous stomatique et (C) détail d'une nervure avec les 2 faisceaux vasculaires.

Figure 2 : (A) Coupe transversale de 3 μ m dans le limbe du teck, (B) détail de l'épiderme abaxial avec ces trichomes.

- Caractéristiques anatomiques des phyllodes d'*Acacia mangium*

La structure anatomique du phyllode d'*A. mangium* présente une symétrie bilatérale (pl. 4-5, fig. 1). Le parenchyme palissadique, constitué d'une double couche de cellules, est présent sur les deux faces juste au-dessous de l'épiderme. Les stomates apparaissent sur les 2 faces. Quelques lacunes ont été observées, sous le stomate, formées par l'absence d'une ou 2 cellules de parenchyme palissadique (pl. 4-5, fig. 1B). Le parenchyme lacuneux est totalement absent. Entre les deux parenchyms palissadiques apparaît un tissu épais constitué de cellules jointives et sans organisation particulière. Celui-ci a été nommé moelle parenchymateuse.

L'organisation des faisceaux vasculaires ne permet pas de distinguer une face adaxiale d'une face abaxiale. La nervure principale est constituée de 2 faisceaux vasculaires opposés. Chacun d'entre eux est formé par les éléments de xylème situés vers le centre, au-dessus le phloème surmonté par du sclérenchyme (pl. 4-5, fig. 1C). Les petits faisceaux, constituant la nervation réticulée, sont enclavés dans le parenchyme palissadique ou inclus entre le parenchyme palissadique et la moelle parenchymateuse.

- Caractéristiques anatomiques des feuilles de *Tectona grandis*

La coupe transversale dans la feuille de *T. grandis* souligne une structure bifaciale du limbe (pl. 4-5, fig. 2). Une cuticule et un épiderme épais sont présents sur la face adaxiale. Sous l'épiderme, le parenchyme palissadique a été subdivisé en 2 parties : une couche constituée de cellules longues et bien alignées (parenchyme palissadique 1) et une deuxième couche constituée de cellules plus petites et moins bien organisées (parenchyme palissadique 2). Cette deuxième couche constitue une zone intermédiaire avec le parenchyme lacuneux situé juste en dessous. Celui-ci est de structure compacte avec des lacunes plutôt localisées sur les petites crêtes. Le côté abaxial, contrairement à l'adaxial, est caractérisé par de nombreuses protubérances et invaginations. L'épiderme abaxial présente des cellules de tailles hétérogènes et est couvert de nombreux poils et trichomes (pl. 4-5, fig. 2B). Les faisceaux conducteurs sont engainés dans du sclérenchyme. Les éléments de xylème sont situés sur la face adaxiale et ceux de phloème vers la face abaxiale.

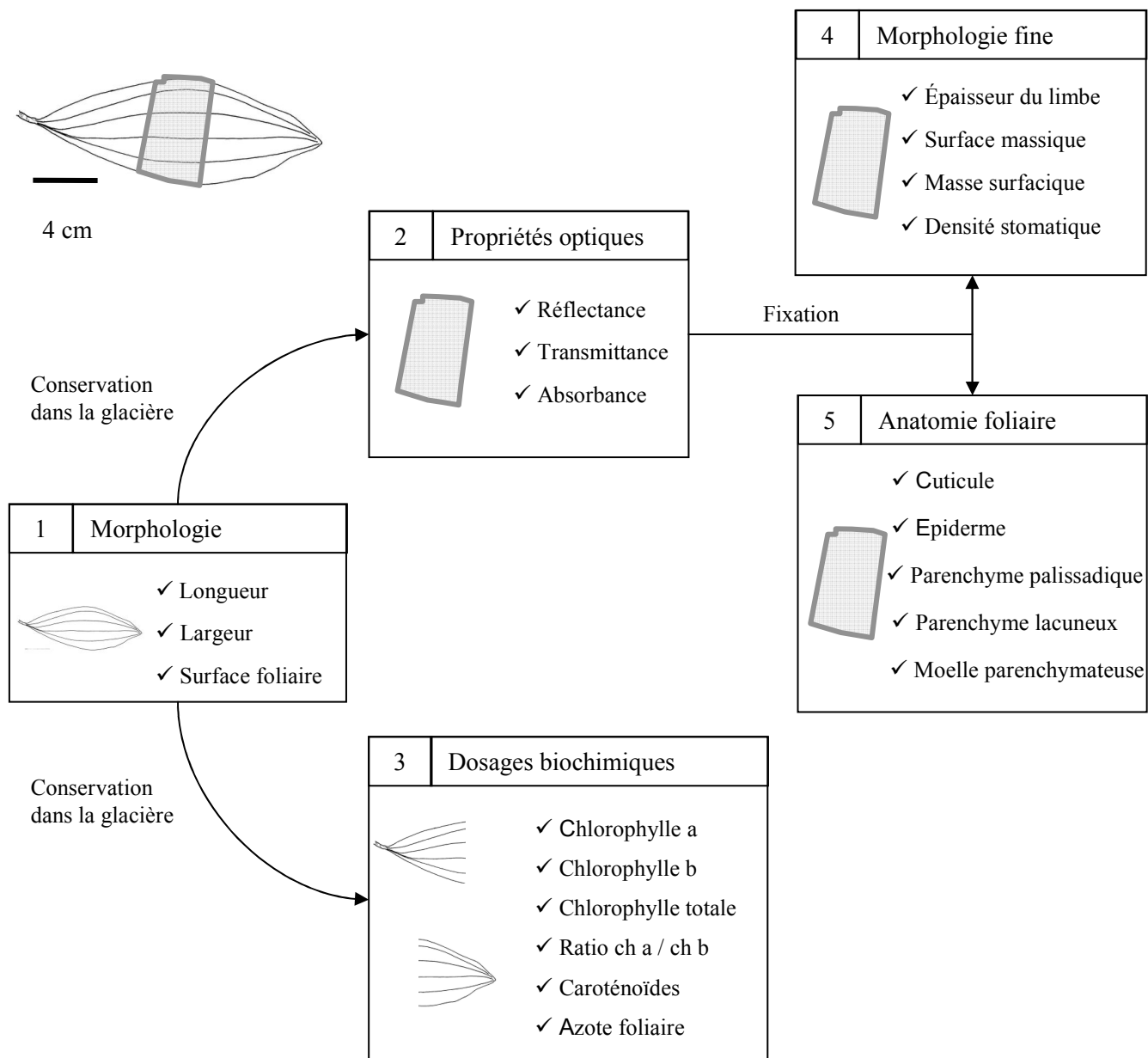


Planche 4-6 : Protocole d'étude des caractéristiques foliaires chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

2.3.3.5.2 Paramètres mesurés

- Epaisseur du limbe

L'épaisseur de chaque limbe foliaire a été mesurée à partir des coupes anatomiques de 15 μm dans le cas de l'Acacia et de 3 μm pour le Teck. Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un réticule (micromètre objet) placé sur le microscope. Une série de 10 mesures a été réalisée le long de la coupe de part et d'autre des nervures afin d'avoir une évaluation de l'épaisseur la plus homogène possible.

- Epaisseur de chacun des tissus

Pour chaque coupe observée, une photo a été prise à l'aide d'une caméra couleur dans la zone la plus représentative de la coupe et ne présentant pas de vaisseaux. L'étude des faisceaux vasculaires a été volontairement omise du fait de leur taille et de leur répartition hétérogène. Toutes les photos ont été réalisées au même grossissement ($\times 10$), avec la plus forte résolution. Les différents tissus constituant le limbe foliaire ont été isolés à partir des photos, par des couleurs différentes, sous le logiciel Adobe Photoshop 6.0.

Ainsi pour l'Acacia, la cuticule, l'épiderme et le parenchyme palissadique supérieur et inférieur ainsi que la moelle parenchymateuse ont été différenciés. Dans le cas des feuilles de Teck, la cuticule supérieure, l'épiderme supérieur et inférieur, le parenchyme palissadique et le parenchyme lacuneux ont été différenciés. La cuticule inférieure du Teck n'étant pas visible clairement, celle-ci n'a pas été délimitée.

L'épaisseur moyenne de chaque tissu a été calculée via le logiciel Ambios (V.1.0.E). La méthode établie un squelette représentant théoriquement l'ensemble des points équidistants des bords de la zone d'intérêt, donnant une ligne médiane (voir annexes 1 pour le détail de la méthode).

2.3.3.6 Récapitulatif des différents paramètres mesurés

Pour tous les échantillons foliaires prélevés, chez *A. mangium* et *T. grandis*, le même protocole a été suivi pour l'étude des structures foliaires (pl. 4-6).

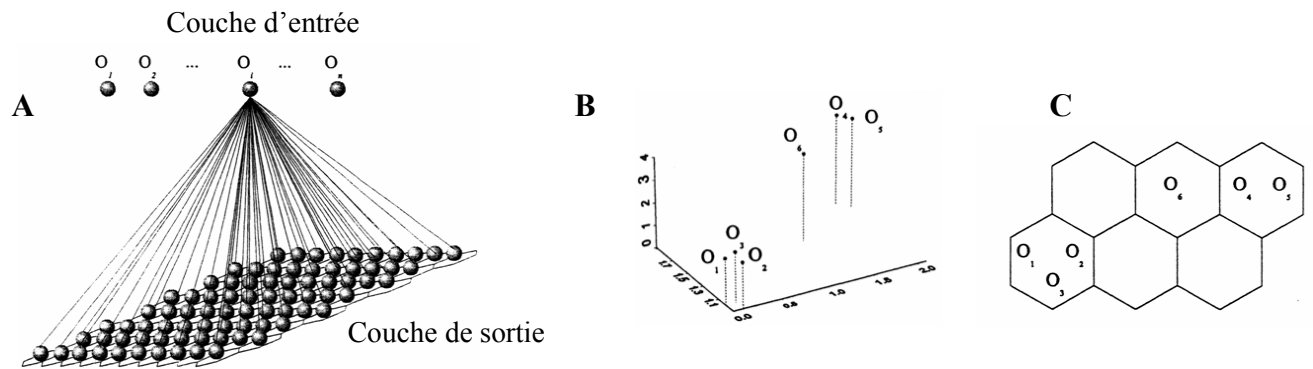
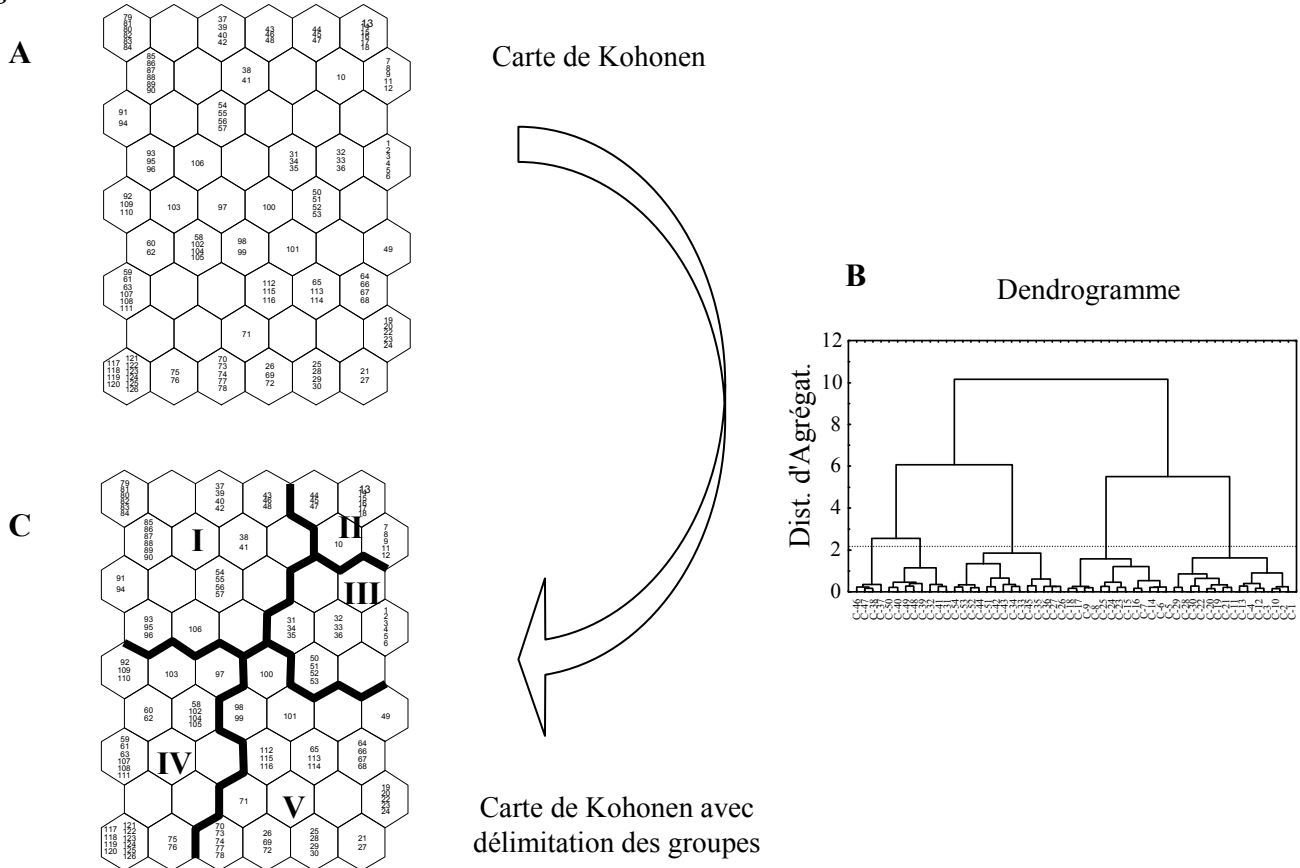
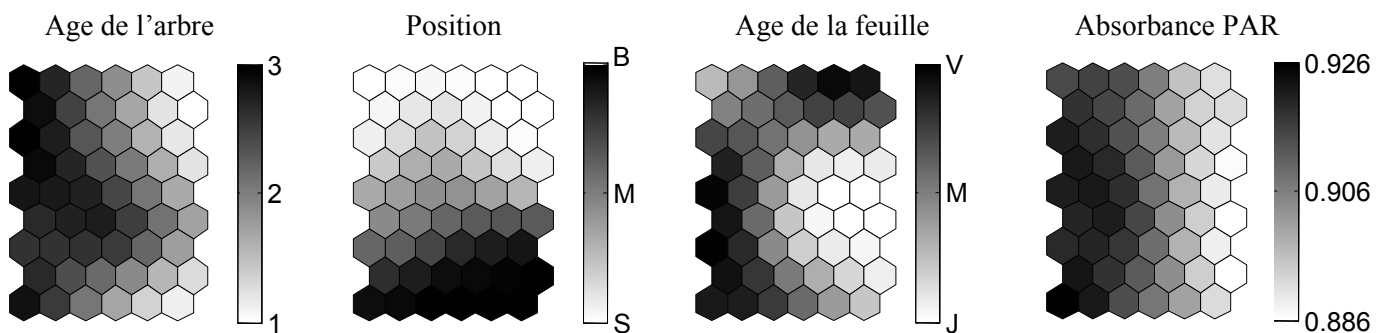
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3**

Planche 4-7 : Principes et méthodes des réseaux de neurones.

Figure 1 : (A) Carte auto-organisatrice de Kohonen. Chaque sphère symbolise un neurone de la couche d'entrée (objet) ou de la couche de sortie (carte de Kohonen). (B) Représentation d'un jeu de données fictif : graphe des descripteurs, (C) Carte de taille 6 construite à partir des descripteurs (d'après Giraudel, 2001). Le nombre de cellules ne doit pas être supérieur au nombre d'observations.

Figure 2 : (A) Représentation de la carte de Kohonen de taille 54 (6*9) dans l'exemple de l'*A. mangium* où les chiffres à l'intérieur des cellules représentent les échantillons foliaires. Une classification ascendante hiérarchique utilisant la méthode de Ward est appliquée aux poids des variables dans chacun des neurones (B) et permet de visualiser des regroupements de neurones qui seront reportés dans la carte de Kohonen (C).

Figure 3 : Représentation des cartes de Kohonen pour les 3 variables qualitatives et l'absorbance où les valeurs sont visualisées sous forme d'un dégradé de gris.

2.4 Analyse statistique des données

2.4.1 Longueur, surface foliaire, répartition et angle foliaire

L'outil statistique utilisé pour la comparaison des distributions est le test non-paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon (Saporta, 1990), qui reste valide même en l'absence des hypothèses de normalité des échantillons et permet aussi de comparer des distributions avec des effectifs relativement faibles. Le seuil de significativité a été fixé à 0.05. Les différentes moyennes calculées ont été indiquées avec leur intervalle de confiance à 5% calculé autour de la moyenne.

2.4.3 Caractéristiques foliaires selon l'âge des arbres, la position dans la couronne et l'âge de la feuille

2.4.3.1 Comparaison des caractéristiques foliaires

La comparaison des caractéristiques foliaires selon les différentes modalités (âge des arbres, position dans la couronne, âge des feuilles et comparaison entre l'Acacia et le Teck) a été réalisée par un test non paramétrique de Kruskal-Wallis car le nombre d'échantillons est inférieur à 10 et la normalité de la distribution n'a pas pu être vérifiée. Le seuil de significativité a été fixé à 0.05. Les tableaux récapitulatifs des différentes analyses sont en annexe 2. Tous les graphiques ne seront pas présentés. Sachant que les mêmes tendances s'observent pour chaque cas de figure, nous présenterons les jeunes feuilles en fonction de la position dans la couronne et de l'âge de l'arbre et les arbres âgés de 2 ans en fonction de la position et de l'âge de la feuille.

2.4.3.2 Exploration des données par la méthode des réseaux de neurones

Dans le but d'analyser les variations des caractéristiques foliaires à la fois dans le temps et dans l'espace (âge de l'arbre, position dans la couronne et âge de la feuille) pour un grand nombre d'échantillons et de variables, la méthode des cartes auto-organisatrices de Kohonen ou Self-Organizing maps, SOM, réseaux de neurones non supervisé, (Kohonen, 1982) a été privilégiée. Cette méthode permet d'obtenir une cartographie en 2D de l'ensemble des variables tout en préservant l'information typologique sur les relations qui existent entre elles (Arab *et al.*, 2004). La projection bidimensionnelle de jeux de données importants, dans lesquels les individus sont caractérisés par des variables qualitatives et quantitatives, facilite

l'interprétation d'ordination et de classification, en comparaison aux autres méthodes descriptives multidimensionnelles telles que ACP et AFC (Giraudel et Lek, 2001; Leflaive *et al.*, 2005).

- Principe des réseaux de neurones

L'algorithme de Kohonen (SOM) a été utilisé pour classer les échantillons foliaires grâce à la somtoolbox (version 2) pour Matlab® (<http://www.cis.hut.fi/projects/somtoolbox/>, Vesanto *et al.*, 1999). L'algorithme SOM est une méthode d'ordination par apprentissage qui permet d'obtenir une représentation en deux dimensions à partir d'un jeu de données multidimensionnelles (pl. 4-7, fig. 1). Les données projetées non linéairement sur une grille rectangulaire constituée d'hexagones, la carte de Kohonen (pl. 4-7, fig. 2A) Giraudel et Lek (2001) sont soumises à une contrainte de préservation de leur typologie d'entrée.

La carte auto-organisatrice est formée de deux couches : une couche d'entrée et une couche de sortie. La couche d'entrée est constituée par les objets (individus) du jeu de données dont l'ensemble est soumis à un processus d'apprentissage permettant de déterminer le meilleur neurone de la couche de sortie pour chacun des objets, sur la base de la distance Euclidienne entre échantillons. La couche de sortie est ainsi constituée par les D neurones (hexagones) et donne une représentation ordonnée de la distribution des échantillons du jeu de données. A la fin du processus d'apprentissage, chaque échantillon se retrouve ainsi placé dans un neurone de la carte et les neurones voisins représentent des groupes avec des individus proches.

Afin de déterminer les groupes de neurones sur la carte, une classification ascendante hiérarchique a été produite à partir du poids de chacune des variables du jeu de données pour chacun des neurones. L'agrégation des neurones a été calculée par la méthode de Ward, basée sur une analyse de variance pour évaluer les distances entre groupes. Finalement, les groupes de neurones ont été définis à partir de ces distances d'agrégation et reportés dans la carte (pl 4-7, fig 2).

Afin d'analyser et de visualiser la contribution de chacune des variables qualitatives et quantitatives à la structure des groupes obtenus grâce à la classification ascendante hiérarchique, la valeur moyenne de chaque variable dans chacun des neurones de la carte peut être représentée suivant un gradient de gris (pl. 4-7, fig 3).

- Utilisation dans le cas des jeux de données *Acacia mangium* et *Tectona grandis*

La couche d'entrée est constituée de 126 et 66 échantillons foliaires respectivement pour *A. mangium* et *T. grandis*, connectés respectivement à 23 et 21 variables dont 3 sont qualitatives dans les 2 cas de figure (âge de l'arbre, position dans la couronne et âge de la feuille).

Pour les 2 espèces, la même taille de carte a été définie (54 cellules organisées en 9 lignes et 6 colonnes) afin de pouvoir comparer les résultats obtenus. Pratiquement, le nombre de neurones ne doit pas être plus important que le nombre d'échantillons du jeu de données. Pour chacune des deux espèces, le jeu de données a donc subi un processus d'apprentissage avec différentes tailles de cartes et la taille optimale a été déterminée à partir des valeurs minimales des erreurs de quantification et topographiques. L'erreur de quantification représente la résolution de la carte, c'est-à-dire la distance moyenne entre chaque vecteur et son meilleur neurone dans la couche de sortie. L'erreur topographique représente la proportion de vecteurs pour lesquels les meilleurs neurones d'ordre 1 et 2 ne sont pas adjacents sur la carte.

Les données mesurées pour chaque espèce ont été traitées par deux types d'analyses différentes : (i) en prenant en compte les descriptions des propriétés optiques, de la morphologie et des caractéristiques biochimiques, et (ii) à partir des caractéristiques anatomiques qui ont été considérées comme un sous découpage de l'épaisseur du limbe.

Fig. 1

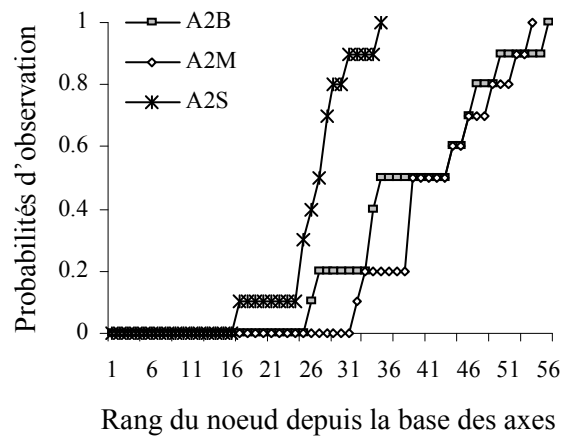


Fig. 2

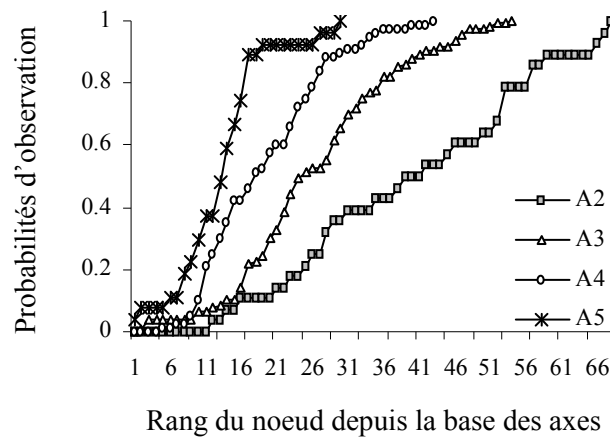


Planche 4-8 : Nombre de feuilles selon l'âge et les catégories d'axes chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Probabilités d'observation des phyllodes d'*Acacia* depuis la base des axes pour les axes d'ordre 2 des arbres âgés de 2 ans en position basale, médiane et terminale dans la couronne et (B)

Figure 2 : Probabilités d'observation des phyllodes d'*Acacia* depuis la base des axes pour les axes d'ordre 2 , 3 , 4 et 5 chez les arbres âgés de 4.5 ans. A2S = axe d'ordre 2 au sommet de la couronne, A2M = axe d'ordre 2 dans la partie médiane de la couronne et A2B = axe d'ordre 2 dans la partie basale de la couronne.

3 Variation du nombre d'organes foliaires des axes en fonction de la position dans la couronne

3.1 *Acacia mangium*

- *Au niveau de l'axe principal*

Le nombre moyen de phyllodes sur l'axe principal augmente significativement avec l'âge de l'arbre avant de se stabiliser et présente des variations intra-annuelles chez les jeunes arbres. Les arbres âgés de 1 an ont significativement plus de phyllodes en 2004 (37.5 ± 2.2) comparés à ceux conservés en 2003 avec 31.1 ± 2.4 phyllodes en moyenne. Les arbres du lot 2, âgés de 22 mois au cours de la période d'étude en 2003, sont caractérisés par 28.9 ± 3.4 phyllodes en moyenne. Agés de 2 ans en 2003 et 2004 et de 4.5 ans, le nombre de phyllodes moyen sur l'axe principal ne présente pas de différence significative avec respectivement 45.6 ± 11.1 , 51.9 ± 6.7 et 47.3 ± 3.6 .

- *Au niveau des branches*

Le nombre moyen de feuilles pour les axes d'ordre 2 des arbres âgés de 1 an est de 15.5 ± 2.2 . Chez les arbres âgés de 2 ans, les branches en position basales et médianes dans la couronne ne présentent pas de différence significative avec respectivement 41.7 ± 4.7 et 38.9 ± 6.7 feuilles en moyenne (pl. 4-8, fig. 1). Les axes en position terminale dans la couronne (qui sont en croissance) sont caractérisés par 26.1 ± 2.8 feuilles en moyenne. Chez les arbres de 4.5 ans, un gradient du nombre de feuilles apparaît en fonction des différents ordres de ramification des axes (pl. 4-8, fig. 2).

Fig. 1

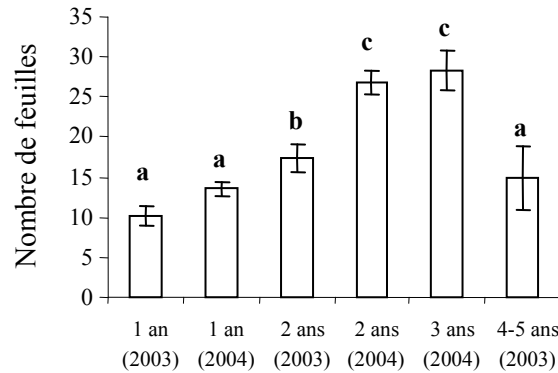


Fig. 2

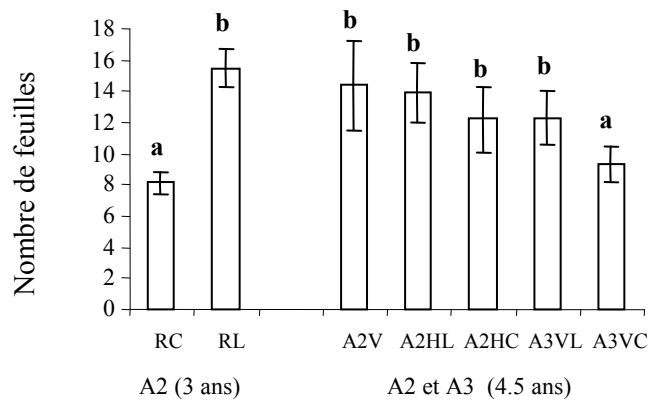


Planche 4-9 : Nombre de feuilles selon l'âge et les catégories d'axes chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Nombre moyen de feuilles (\pm IC5%) pour (A) les axes principaux (dernière unité de croissance) chez les arbres âgés de 1, 2, 3 et 4.5 ans en 2003 et 2004.

Figure 2 : Nombre moyen de feuilles (\pm IC5%) pour les différentes catégories d'axes d'ordre 2 et d'ordre 3 pour des arbres de 3 ans et de 4.5 ans.

Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b et c. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%. RC = rameau court, RL = rameau long, A2V = axe d'ordre 2 vertical, A2HL = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds longs, A2HC = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds courts, A3VL = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds longs et A3VC = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds courts.

3.2 *Tectona grandis*

- *Au niveau de l'axe principal*

Le nombre moyen de feuilles sur l'axe principal augmente significativement avec l'âge de l'arbre excepté, pour les arbres âgés de 4.5 ans (pl. 4-9, fig. 1). Les arbres âgés de 1 an sont caractérisés par 10 ± 1 et 13 ± 1 feuilles en moyenne respectivement pour 2003 et 2004. Des variations inter-annuelles apparaissent pour les arbres âgés de 2 ans avec un nombre moyen de feuilles de 17.4 ± 1.7 en 2003 et 26.8 ± 1.6 en 2004. Cette différence fait apparaître l'effet de la saisonnalité.

Le nombre de feuilles des arbres âgés de 3 ans (28.26 ± 2.5) est similaire à celui des arbres âgés de 2 ans (26.8 ± 1.6) pour l'année 2004. Les arbres de 4.5 ans, observés en novembre 2003 sont caractérisés par de 14.9 ± 4 feuilles en moyenne.

- *Au niveau des branches*

Les branches des arbres âgés de 3 ans sont caractérisées par 8 ± 1 feuilles en moyenne pour les rameaux courts et 16 ± 1 feuilles en moyenne pour les rameaux longs (pl. 4-9, fig. 2). Pour les arbres de 4.5 ans, les branches d'ordre 2 verticales (A2V) ou horizontales à entre-nœuds longs (A2HL) et courts (A2HC) ainsi que les rameaux d'ordre 3 verticaux à entre-nœuds longs (A3VL) ne présentent pas de différence significative dans leur nombre de feuilles avec respectivement 14 ± 3 , 14 ± 2 , 12 ± 2 et 12 ± 2 feuilles (pl. 4-9, fig. 2). Seuls les rameaux d'ordre 3 à entre-nœuds courts (rameaux courts) des arbres de 4.5 ans ont un nombre de feuilles significativement inférieur (10 ± 2 feuilles) par rapport aux axes précédents.

Fig. 1

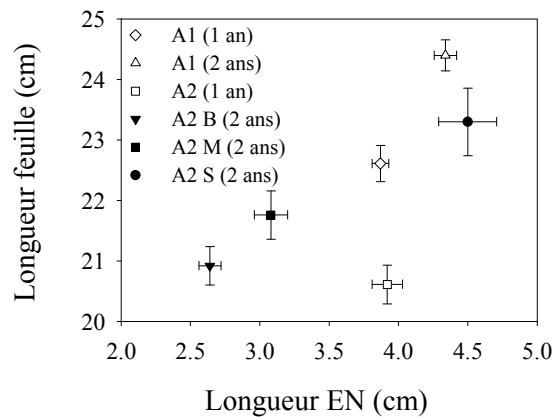


Fig. 2

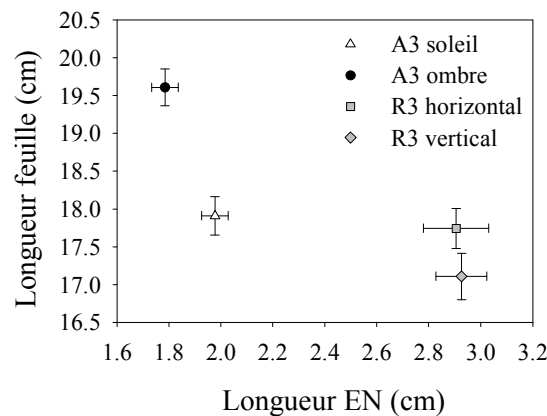


Planche 4-10 : Relation entre la longueur de la feuille et la longueur de l'entre-nœud chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Relation entre la longueur moyenne (\pm IC5%) de la feuille et la longueur moyenne (\pm IC5%) du nœud associé pour l'axe principal des arbres âgés de 1 et 2 ans et les axes d'ordre 2 des arbres âgés de 2 ans. A2B = axe d'ordre 2 dans la partie basale de la couronne, A2M = axe d'ordre 2 dans la partie médiane de la couronne, A2S = axe d'ordre 2 dans la partie terminale de la couronne.

Figure 2 : Relation entre la longueur moyenne (\pm IC5%) de la feuille et la longueur moyenne (\pm IC5%) du nœud associé pour les axes d'ordre 3 (rameau immédiat à l'ombre et au soleil et rameau différé horizontal et vertical). A3 = rameau immédiat d'ordre 3, R3 = rameau différé d'ordre 3.

Seules les feuilles ayant fini leur développement sont prises en considération avec leur nœud porteur et pour les branches le premier nœud (hypopodium apparent) est écarté du calcul.

4 Longueur et surface foliaire individuelle et totale selon l'âge des arbres et la position dans la couronne

4.1 Longueur des feuilles

4.1.1 Relation entre la longueur de la feuille et la longueur du nœud porteur chez *A. mangium* et *T. grandis*

- *Acacia mangium*

La longueur de l'entre-nœud et la longueur de la feuille correspondante sont corrélées positivement. Plus l'entre-nœud est long plus la feuille est longue. L'axe principal des arbres âgés de 2 ans est caractérisé par des longueurs d'entre-nœuds et de feuilles significativement plus élevées avec respectivement 4.3 ± 0.1 cm et 24.4 ± 0.2 cm en comparaison à celui des arbres âgés de 1 an avec respectivement 3.9 ± 0.1 cm et 22.6 ± 0.3 cm en moyenne (pl. 4-10, fig. 1).

Avec une longueur de l'entre-nœud semblable à celle du tronc des arbres âgés de 1 an, les branches de ces mêmes arbres sont caractérisées par des feuilles significativement plus petites avec 20.6 ± 0.3 cm de long en moyenne contre 22.6 ± 0.3 cm de long pour le tronc (pl. 4-10, fig. 1).

En fonction de la position de la branche dans la couronne des arbres âgés de 2 ans —branches hautes (A2V), branches médianes (A2O) et branches basales (A2H) — la relation entre la longueur de l'entre-nœud et la longueur de la feuille évolue significativement. Les valeurs les plus élevées sont pour les feuilles situées dans la partie haute de la couronne avec 4.5 ± 0.2 cm pour l'entre-nœud et 23.3 ± 0.5 cm pour la feuille et les valeurs les plus faibles sont pour les feuilles situées dans la partie basale de la couronne avec 2.6 ± 0.1 cm pour l'entre-nœud et 20.9 ± 0.3 cm pour la feuille (pl. 4-10, fig. 1). Les branches de la partie médiane de la couronne sont caractérisées par des entre-nœuds de 3.1 ± 0.1 cm de long et des feuilles de 21.7 ± 0.4 cm de long.

Les axes d'ordre 3 situés dans la partie basale de la couronne des arbres âgés de 3 ans montrent des différences dans la longueur des feuilles et des entre-nœuds selon qu'ils sont situés au soleil ou à l'ombre (pl. 4-10, fig. 2). Ainsi les axes d'ordre 3 à l'ombre ont des entre-nœuds significativement plus petits (1.78 ± 0.05 cm) et des feuilles significativement plus

Fig. 1

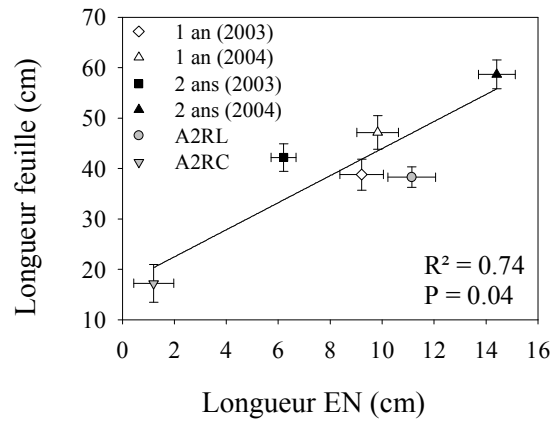


Fig. 2

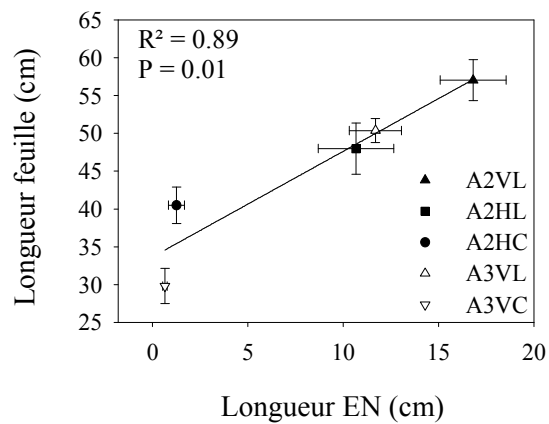


Planche 4-11 : Relation entre la longueur de la feuille et la longueur de l'entre-noeud chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Relation entre la longueur moyenne (\pm IC5%) de la feuille (moyenne sur les 2 feuilles du nœud) et la longueur moyenne (\pm IC5%) du nœud associé pour l'axe principal chez les arbres âgés de 1 et 2 ans mesurés en 2003 et 2004. A2RL = rameau long d'ordre 2, A2RC = rameau court d'ordre 2.

Figure 2 : Relation entre la longueur moyenne (\pm IC5%) de la feuille (moyenne sur les 2 feuilles du nœud) et la longueur moyenne (\pm IC5%) du nœud associé pour les différentes catégories d'axe d'ordre 2 et d'ordre 3 pour les arbres âgés de 4.5 ans. Seules les feuilles ayant fini leur développement sont prises en considération avec leur nœud associé. A2VL = axe d'ordre 2 vertical à entre-nœuds longs, A2HL = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds longs, AHC = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds courts, A3VL = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds longs et A3VC = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds courts.

longues (19.6 ± 0.24 cm) comparé aux axes d'ordre 3 au soleil avec 1.9 ± 0.05 cm de long pour les entre-nœuds et 17.9 ± 0.25 cm de long pour les feuilles.

Les rameaux différés d'ordre 3, qu'ils soient de direction de croissance verticale ou horizontale, ne présentent pas de différence significative de la longueur de leurs entre-nœuds et de leurs feuilles (pl. 4-10, fig. 2). Ces rameaux différés ont des longueurs de feuilles similaires aux axes d'ordre 3 situés à l'ombre, seule la longueur des entre-nœuds les distingue.

- *Tectona grandis*

La longueur de l'entre-nœud et la longueur de la feuille correspondante sont corrélées positivement. Plus l'entre-nœud est long plus la feuille est longue. Pour 2004, les arbres âgés de 2 ans ont des entre-nœuds et des feuilles significativement plus longs, avec respectivement 14.4 ± 0.7 cm et 58.6 ± 2.8 cm, en comparaison aux arbres âgés de 1 an caractérisés par des entre-nœuds de 9.82 ± 0.80 cm de long et des feuilles de 47.1 ± 0.7 cm de long (pl. 4-11, fig. 1). Pour 2003, le profil est inversé avec les arbres âgés de 2 ans qui ont des entre-nœuds significativement plus petits (6.2 ± 0.5 cm) que ceux des arbres âgés de 1 an (9.2 ± 0.8 cm). La longueur des feuilles ne présente pas de différence significative entre les arbres âgés de 2 ans et les arbres âgés de 1 an avec respectivement 42.1 ± 2.7 cm et 38.7 ± 3.1 cm.

Les rameaux courts (A2RC) des arbres âgés de 3 ans sont constitués par des entre-nœuds courts (1.2 ± 0.7 cm) et des petites feuilles (17.2 ± 3.7 cm) (pl. 4-11, fig. 1). Les rameaux longs (A2RL) des arbres âgés de 3 ans se distinguent significativement des rameaux courts par des entre-nœuds et des feuilles significativement plus longs (respectivement 11.1 ± 1 cm et 38.2 ± 2.1). Les caractéristiques des rameaux longs des arbres âgés de 3 ans sont proches de celles des arbres âgés de 1 an.

Chez les arbres âgés de 4.5 ans, la direction de croissance, l'ordre de ramification et la taille des entre-nœuds influent sur la longueur finale des feuilles (pl. 4-11, fig. 2). Les axes d'ordre 2 verticaux ont des feuilles significativement plus longues (57.1 ± 2.7 cm) en comparaison aux axes d'ordre 2 horizontaux (47.9 ± 3.4 cm) et aux axes d'ordre 3 verticaux (50.3 ± 1.5 cm). Pour les axes à entre-nœuds courts, les feuilles sont significativement plus longues chez les axes d'ordre 2 horizontaux (40.4 ± 2.4 cm) en comparaison aux axes d'ordre 3 verticaux (29.8 ± 2.3 cm).

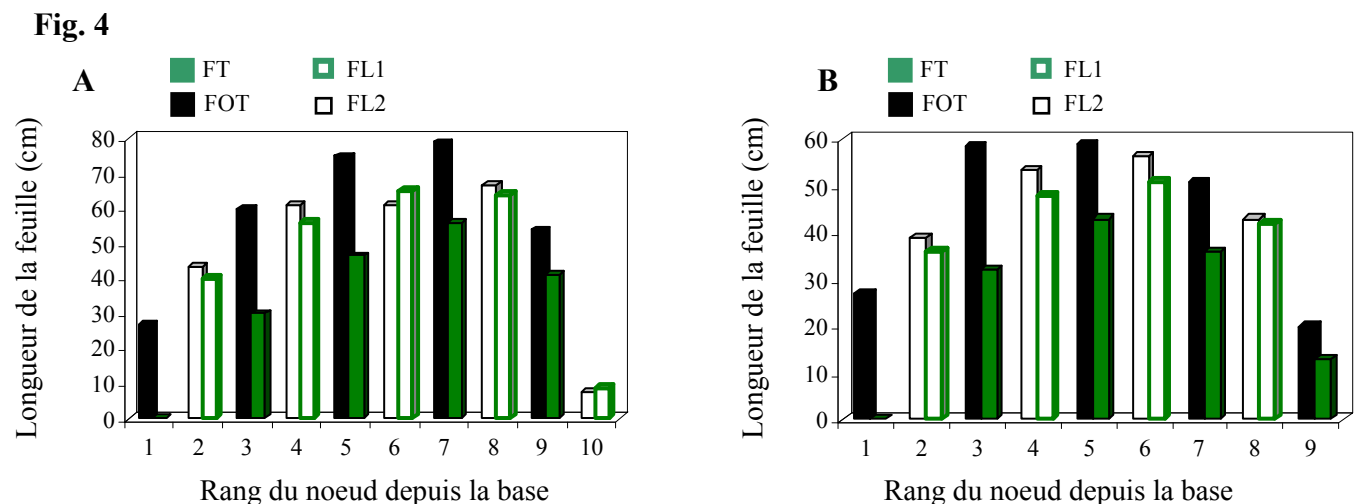
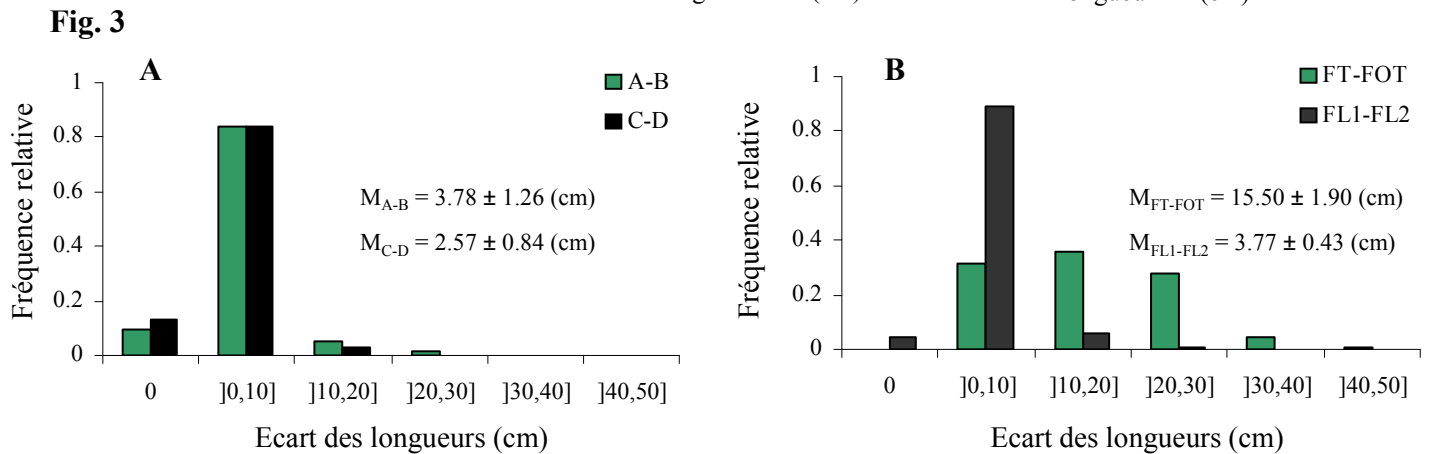
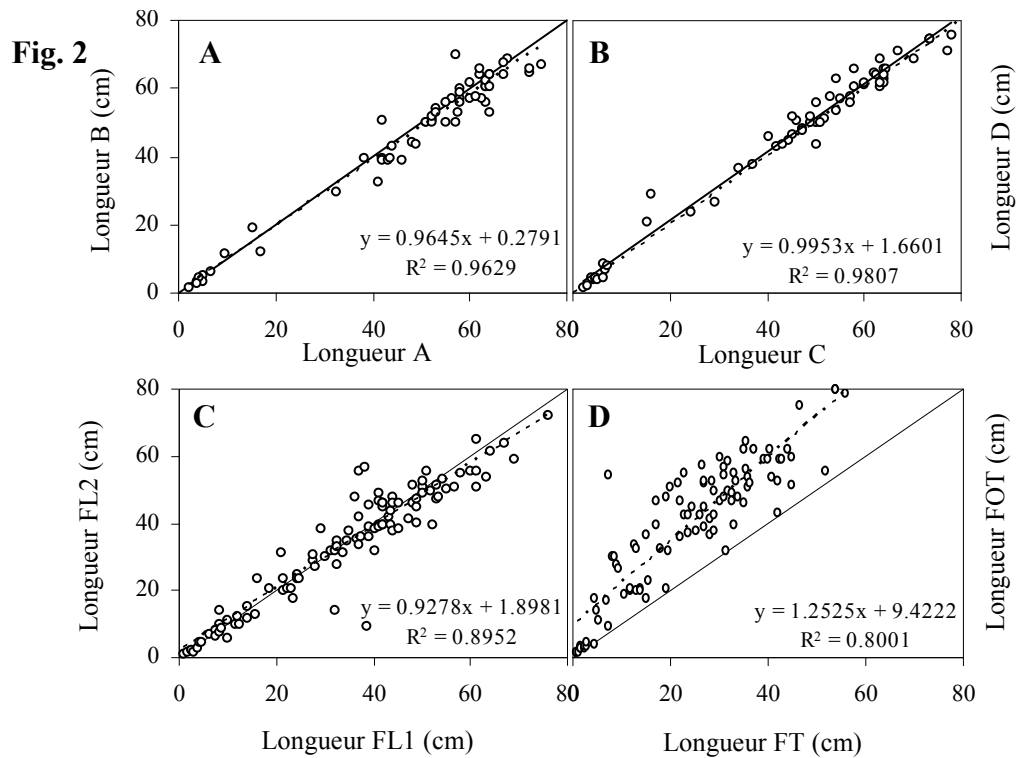
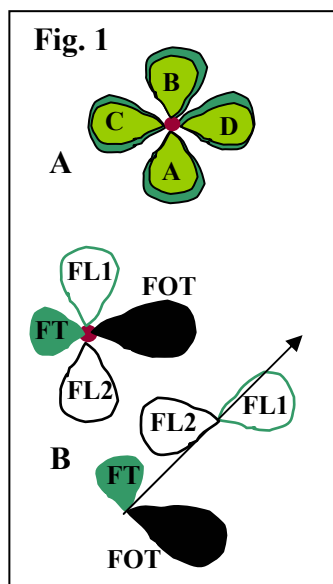


Planche 4-12 : Etude de la longueur des feuilles selon les catégories d'axes chez *T. grandis*.

Figure 1 : Disposition des feuilles situées sur le tronc (A) en vue de dessus et (B) et sur les axes d'ordre 2 en vue de dessus et de profil.

Figure 2 : Relation entre les longueurs des feuilles pour l'axe principal des arbres âgés de 1 an entre (A) les feuilles A et les feuilles B, (B) les feuilles C et D. Relation entre les longueurs des feuilles pour les axes d'ordre 2 des arbres de 3 ans entre (C) les feuilles latérales 1 (FL1) et les feuilles latérales 2 (FL2) et (D) entre les feuilles en vis-à-vis avec le tronc (FT) et les feuilles opposées au tronc (FOT). La droite en trait plein correspond à la droite $y = x$.

Figure 3 : Fréquence relative des écarts des longueurs des limbes pour les feuilles opposées au tronc des arbres âgés de 1 an (A) et pour les axes d'ordre 2 des arbres âgés de 3 ans (B).

Figure 4 : Longueur individuelle des feuilles selon le rang du nœud de l'axe porteur pour 2 branches (A et B) en distinguant les feuilles situées contre le tronc (FT), les feuilles opposées au tronc (FOT) et les 2 feuilles opposées-décussées en position latérale par rapport au tronc (FL1 et FL2).

4.1.2 Variation de la longueur des feuilles au niveau du nœud chez *T. grandis*

Chez le Teck, la phyllotaxie opposée-décussée souligne la présence de 2 feuilles par nœud (pl. 4-12, fig. 1). Pour le tronc des arbres âgés de 1 an, les longueurs des 2 feuilles opposées par nœud (A-B et C-D) sont similaires avec une pente proche de 1 (pl. 4-12, fig. 2A, B). Pour l'axe principal des arbres de 2 ans, non présenté ici, le profil est similaire. Dans le cas des branches des arbres âgés de 3 ans, deux cas de figure se présentent : les feuilles situées latéralement par rapport au tronc (FL1 et FL2) ont des longueurs semblables (pl. 4-12 fig. 2C) tandis que les feuilles situées dans le même plan que le tronc (FT et FOT) présentent une dissymétrie (pl. 4-12, fig. 2D). Les feuilles situées contre le tronc (FT) sont nettement plus petites que les feuilles opposées (FOT). Les écarts des longueurs pour les feuilles du tronc sont en moyenne de 3.8 ± 1.2 cm pour A-B et de 2.6 ± 0.8 cm pour C-D (pl. 4-12, fig. 3A). Pour les feuilles latérales des branches, l'écart moyen des longueurs est de 3.7 ± 0.4 cm tandis que pour les feuilles situées au niveau du tronc l'écart est significativement plus fort avec 15.5 ± 1.9 cm (pl. 4-12, fig. 3B).

Malgré cette dissymétrie, la somme des 2 feuilles FT et FOT est similaire à la somme des deux feuilles immédiatement en-dessous FL1 et FL2 (pl. 4-12, fig. 4A, B). Les feuilles FOT sont nettement plus longues que les feuilles FL1 ou FL2. Tout se passe comme si la petite taille des feuilles contre le tronc (FT) est compensée par la feuille opposée (FOT).

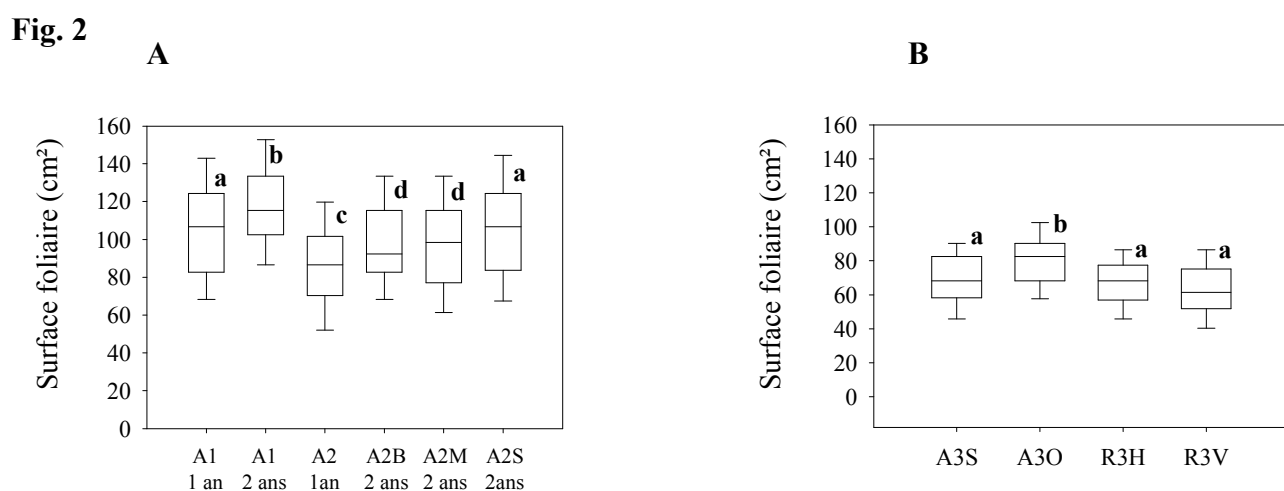
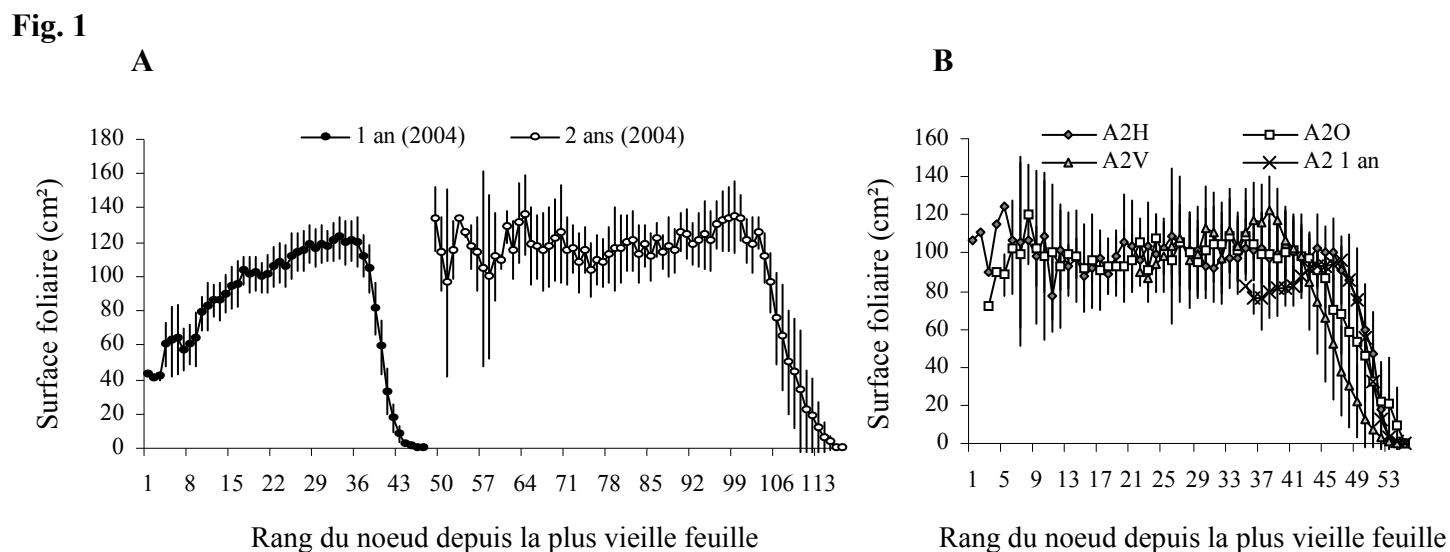


Planche 4-13 : Surface foliaire individuelle selon l'âge et la position dans la couronne chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Surface foliaire individuelle moyenne (\pm IC5%), chez les arbres âgés de 1 et de 2 ans, selon le rang du noeud pour les tronc (A) et les axes d'ordre 2 (B).

Figure 2 : Boîtes à moustaches de la surface foliaire individuelle chez les arbres âgés de 1 et 2 ans pour le tronc et les axes d'ordre 2 (A) et pour les axes d'ordre 3 des arbres âgés de 3 ans (B). A2B = axe d'ordre 2 dans la partie basale de la couronne, A2M = axe d'ordre 2 dans la partie médiane de la couronne, A2S = axe d'ordre 2 dans la partie terminale de la couronne A3S = axe d'ordre 3 horizontal au soleil, A3O = axe d'ordre 3 horizontal à l'ombre, R3H = axe différencié horizontal et R3V = axe différencié vertical.

4.2 Surface foliaire individuelle selon l'âge et la position des axes dans la couronne

4.2.1 *Acacia mangium*

Au niveau de l'axe principal des arbres âgés de 1 an, la surface foliaire individuelle augmente en fonction du rang du nœud porteur depuis la base de 40 cm² jusqu'à en moyenne 120 cm² (pl. 4-13, fig. 1A). Chez les arbres âgés de 2 ans, la surface foliaire individuelle au niveau de l'axe principal est assez stable avec des fluctuations entre 100 cm² et 140 cm². La forte décroissance de la surface foliaire individuelle dans la partie terminale de l'axe des arbres âgés de 1 et 2 ans correspond à la zone en croissance. Pour les axes d'ordre 2 des arbres âgés de 1 et 2 ans, le profil des surfaces foliaires en fonction du rang du nœud depuis la base est similaire aux troncs des arbres âgés de 2 ans (pl. 4-13, fig. 1B).

Les phyllodes des arbres âgés de 1 an ont une surface foliaire significativement plus petite avec 105.3 ± 28.5 cm² comparée à celle des feuilles de l'axe principal des arbres âgés de 2 ans avec 118.9 ± 24.5 cm² (pl. 4-13, fig. 2A).

Les phyllodes des branches sont significativement plus petits que ceux des axes principaux. Les feuilles des branches des arbres âgés de 1 an sont significativement plus petites avec une surface foliaire moyenne de 86.15 ± 23.87 cm² en comparaison aux feuilles des branches des arbres âgés de 2 ans. Les phyllodes situés au sommet de la couronne ont une surface foliaire significativement plus élevée (106.56 ± 29.50 cm²) comparé aux phyllodes de la partie médiane (97.58 ± 26.68 cm²) et basale (98.69 ± 25.13 cm²) de la couronne.

Les phyllodes des rameaux A3 sont significativement plus petits que ceux des branches A2 (pl. 4-13, fig. 2B). Situés à l'ombre, les phyllodes des A3 ont une surface foliaire significativement plus élevée (80.46 ± 18.86 cm²) comparée à celle des phyllodes situés au soleil (67.98 ± 19.03 cm², pl. 4-13, fig. 2B). Les rameaux différenciés d'ordre 3 ont une surface foliaire moyenne significativement plus petite (67.32 ± 16.29 cm² pour R3H et 64.17 ± 18.83 cm² pour R3V) que celle des phyllodes des axes situés à l'ombre.

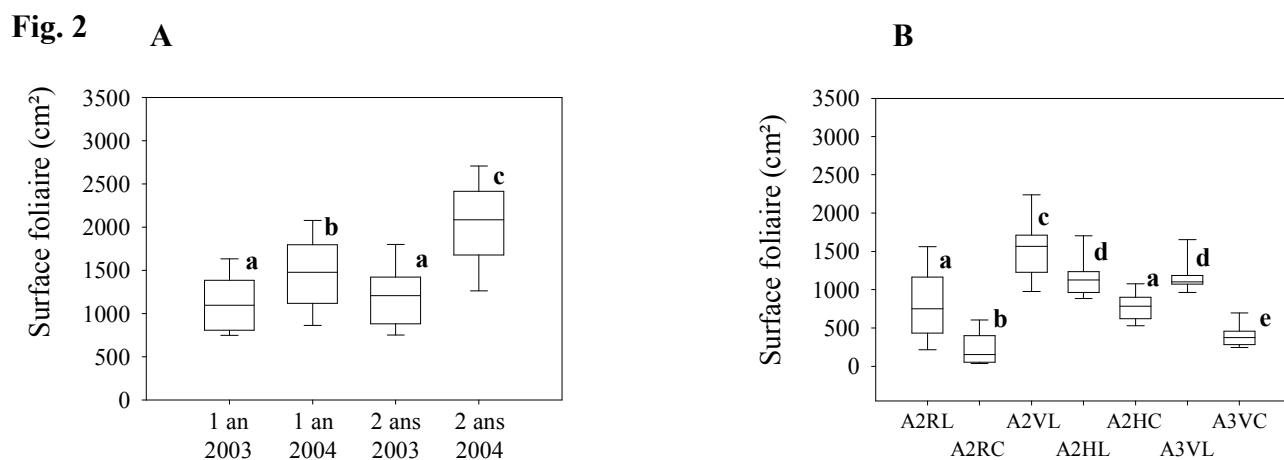
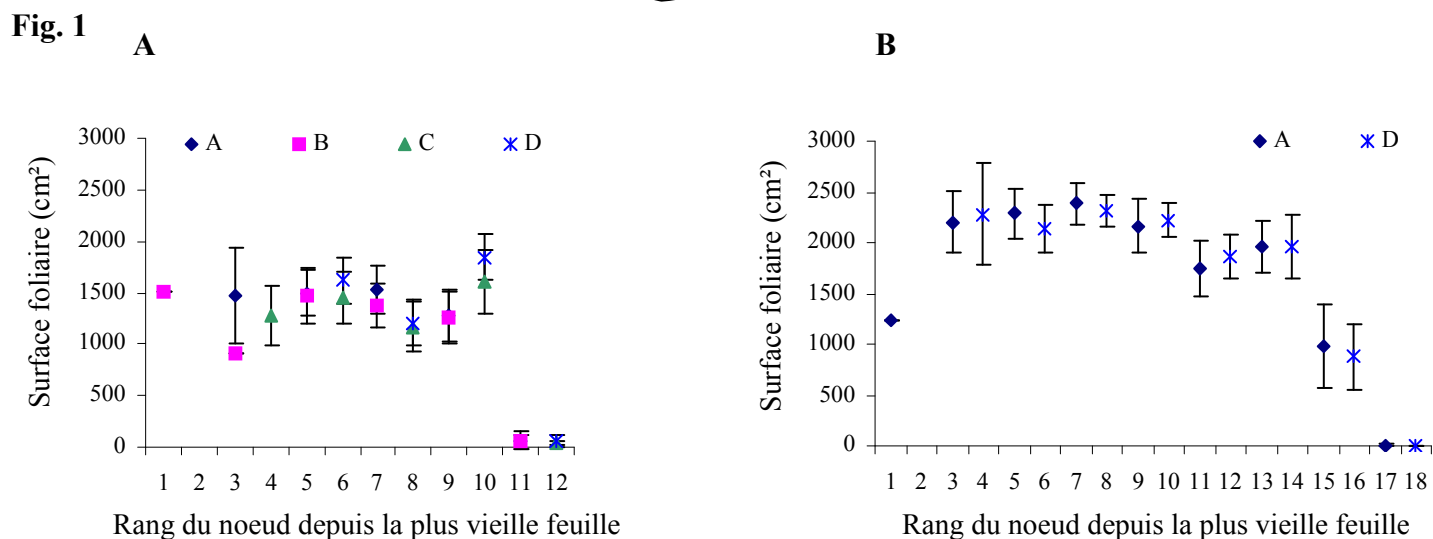
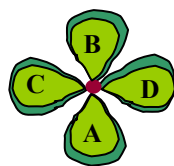


Planche 4-14 : Surface foliaire individuelle selon l'âge et la position dans la couronne chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Surface foliaire individuelle moyenne (\pm IC5%) selon le rang du nœud porteur chez les arbres âgés de 1 an (A) et âgé de 2 ans (B).

Figure 2 : Boîtes à moustaches de la surface foliaire individuelle pour le tronc des arbres âgés de 1 et 2 ans (A) et les axes d'ordre 2 pour les arbres âgés de 3 ans et les axes d'ordre 2 et 3 pour les arbres âgés de 5 ans (B). A2RL = rameau long d'ordre 2, A2RC = rameau court d'ordre 2, A2VL = axe d'ordre 2 vertical à entre-nœuds longs, A2HL = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds longs, AHC = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds courts, A3VL = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds longs et A3VC = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds courts.

4.2.2 *Tectona grandis*

Au niveau de l'axe principal des arbres âgés de 1 an en 2004, la surface foliaire individuelle est stable en fonction du rang du nœud porteur depuis la base avec de faibles oscillations entre 1400 cm² et 1800 cm² (pl. 4-14, fig. 1A). Les 11^{ème} et 12^{ème} nœuds sont encore en croissance. Pour les troncs des arbres âgés de 2 ans en 2004, le profil est similaire avec des oscillations comprises entre 1800 cm² à 2300 cm² (pl. 4-14, fig. 1B). Les nœuds 15 à 18 sont en croissance.

La surface foliaire moyenne des feuilles de Teck augmente avec l'âge de l'arbre pour l'année 2004 et présente des variations inter-annuelles fortes pour les arbres âgés de 1 et 2 ans (pl. 4-14, fig. 2A). En 2003, les feuilles des arbres âgés de 1 an ne présentent pas de différence significative en comparaison aux feuilles des arbres âgés de 2 ans avec respectivement 1146.42 ± 368.35 cm² et 1225.53 ± 421.88 cm². Pour l'année 2004, les feuilles des arbres âgés de 1 an sont significativement plus petites avec en moyenne 1465.28 ± 459.99 cm² en comparaison aux feuilles des arbres âgés de 2 ans avec 2039.34 ± 529.02 cm².

Les rameaux longs des arbres âgés de 3 ans ont une surface foliaire individuelle significativement plus élevée (852.01 ± 545.12 cm²) comparée à celle des rameaux courts (231.16 ± 200.08 cm², pl. 4-14, fig. 2B). Chez les arbres âgés de 4.5 ans, les axes d'ordre 2 et d'ordre 3 à entre-nœuds longs ont des surfaces foliaires individuelles significativement plus élevées (1527.47 ± 377.98 cm² pour A2VL, 1150.71 ± 170.34 cm² pour A2HL et 1160.59 ± 202.35 cm² pour A3VL) comparée à celle des axes d'ordre 2 et 3 avec des entre-nœuds courts (775.91 ± 170.64 cm² pour A2HC et 393.90 ± 142.50 cm² pour A3VC).

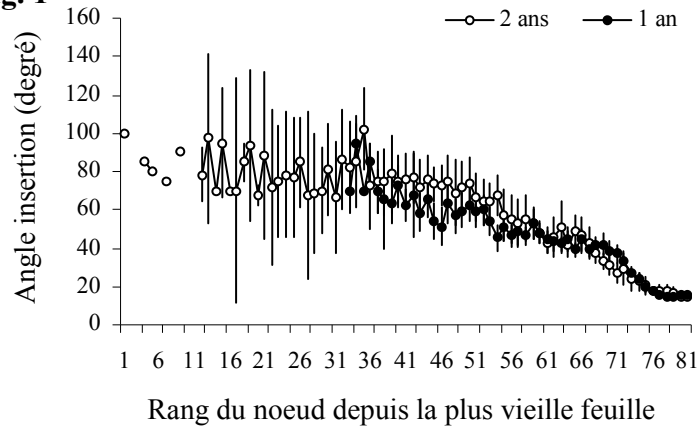
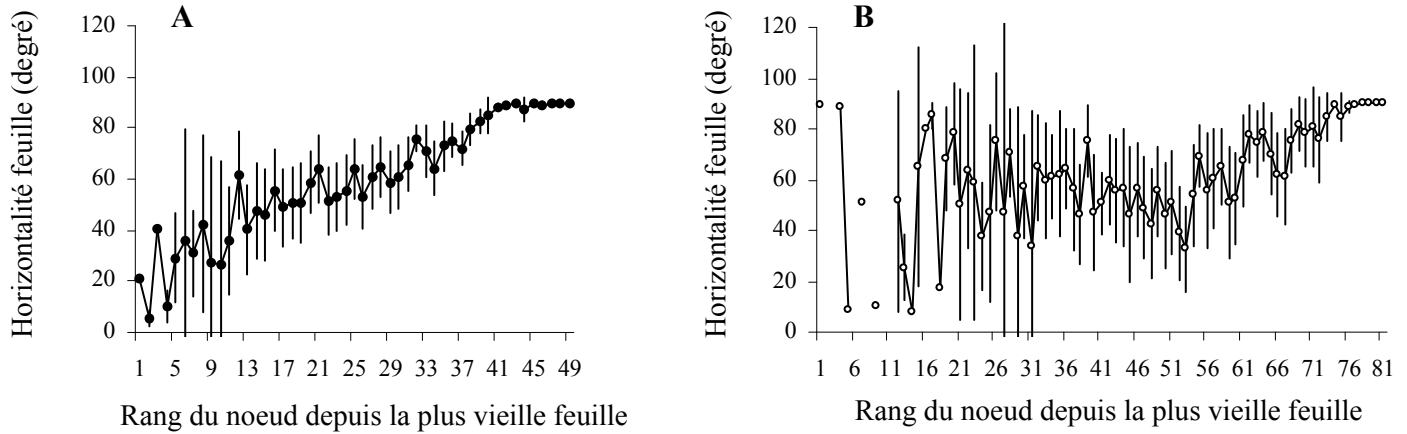
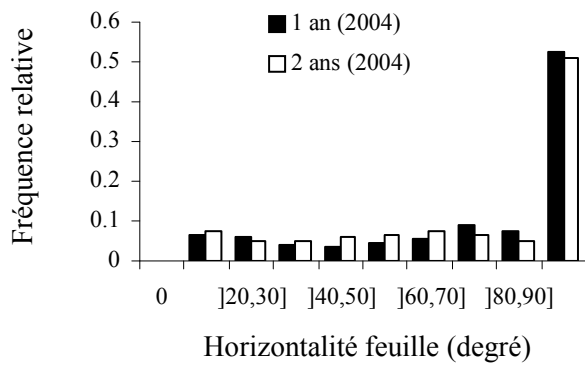
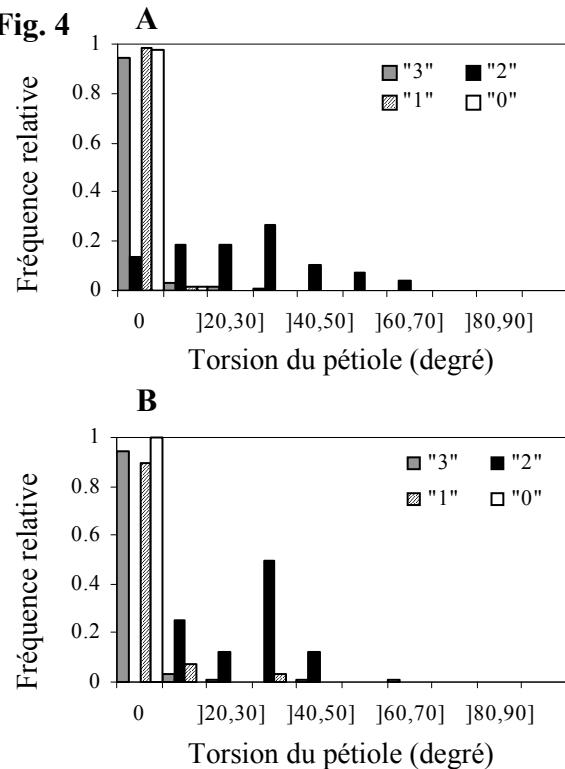
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Fig. 4**

Planche 4-15 : Angles des phyllodes du tronc d'*A. mangium* âgés de 1 et 2 ans.

Figure 1 : Angle d'insertion moyen (\pm IC5%) des phyllodes selon le rang du nœud porteur chez les arbres âgés de 1 an et de 2 ans.

Figure 2 : Horizontalité moyenne (\pm IC5%) des phyllodes selon le rang du nœud porteur chez les arbres âgés de 1 an (A) et de 2 ans (B).

Figure 3 : Fréquence relative de l'horizontalité des phyllodes chez les arbres âgés de 1 an et de 2 ans.

Figure 4 : Fréquence relative de la torsion du pétiole chez les arbres âgés de 1 an (A) et de 2 ans (B) selon le type de production axillaire. « 0 » = bourgeon nu, « 1 » = petit rameau immédiat, « 2 » = branche, « 3 » = petit rameau immédiat élagué.

5 Orientation spatiale et géométrie des organes foliaires

5.1 Variations des angles foliaires et de l'orientation des feuilles selon l'âge des arbres, les catégories d'axe et l'environnement lumineux chez *Acacia mangium*

5.1.1 Disposition des organes foliaires sur l'axe principal (A1) d'*A. mangium* âgé de 1 et 2 ans

- Angles d'insertion des phyllodes selon le rang du nœud

L'angle d'insertion des phyllodes sur l'axe principal des arbres âgés de 1 et 2 ans évolue de manière similaire en fonction du rang du nœud depuis le plus vieux phyllode (pl. 4-15, fig. 1). L'angle initial d'insertion des phyllodes est de 20° puis progressivement, avec le vieillissement du phyllode, il augmente jusqu'à osciller autour de 90°.

- Angles de roulis du limbe des phyllodes selon le rang du nœud

Lorsque le phyllode est initié, celui-ci est sur la tranche, c'est à dire que l'orientation du limbe est verticale et correspond à une valeur de 90° (pl. 4-15, fig. 2A, B). Au cours du vieillissement des phyllodes, ceux-ci pivotent pour avoir une orientation oblique à horizontale (angle de 0°).

Que ce soit pour les arbres âgés de 1 an ou de 2 ans, 50% des feuilles du tronc sont verticales c'est à dire avec un angle compris entre 80° et 90° (pl. 4-15, fig. 3). Les autres phyllodes sont distribués de manière homogène avec des proportions comprises entre 4 et 7% selon les différentes classes d'angles.

- Angles de torsion du pétiole des phyllodes selon le rang du nœud

Les phyllodes qui axillent un rameau subissent une torsion du pétiole avec une moyenne de $28.2 \pm 5.07^\circ$ pour les arbres âgés de 1 an et $23.9 \pm 3.45^\circ$ pour les arbres âgés de 2 ans (pl. 4-15, fig. 4A, B). Si les phyllodes sont situés dans une zone non ramifiée, alors le pétiole ne subit pratiquement aucune torsion avec une moyenne de $1.04 \pm 0.51^\circ$ et de $0.47 \pm 0.43^\circ$ respectivement pour les arbres âgés de 1 et de 2 ans.

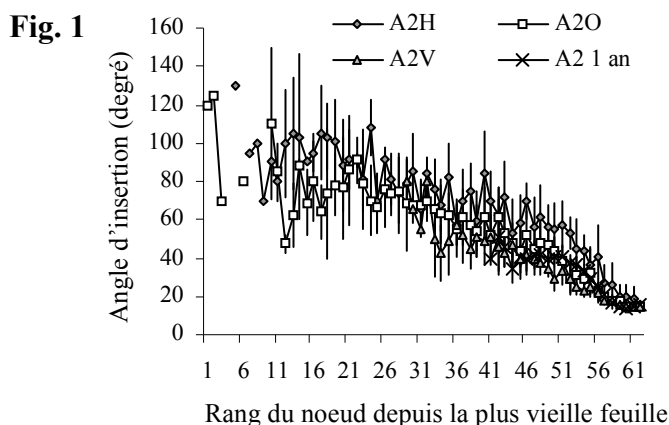


Fig. 2

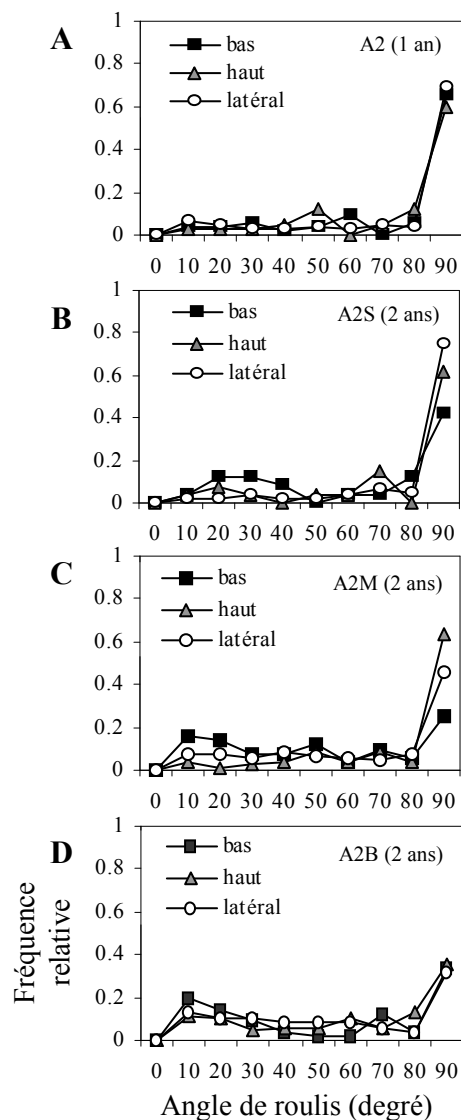


Fig. 3

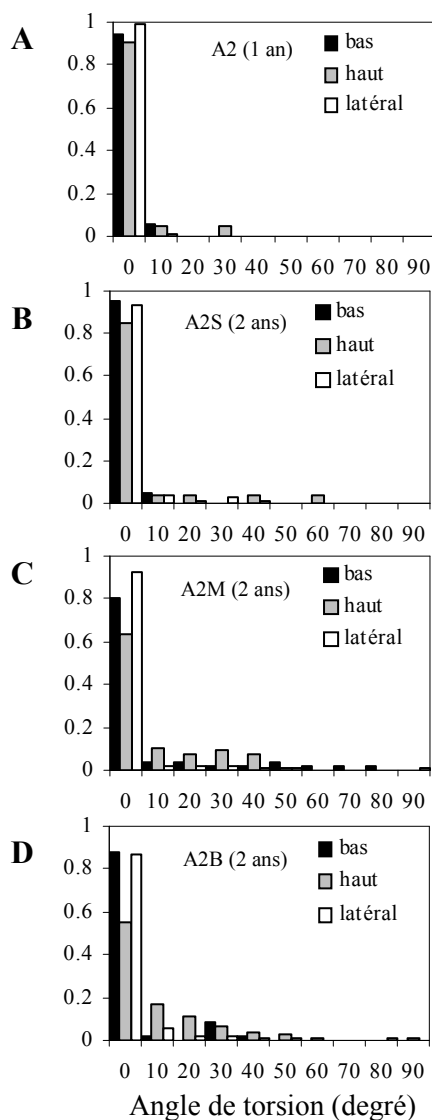


Fig. 4

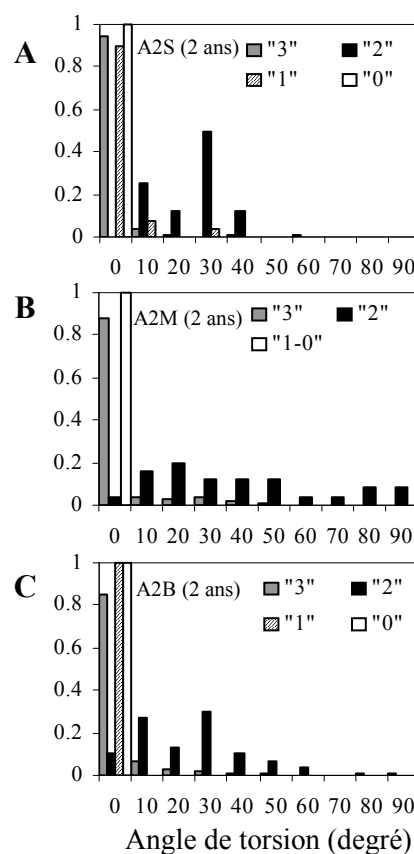


Planche 4-16 : Angles des phyllodes des branches chez *A. mangium* âgés de 1 an et de 2 ans.

Figure 1 : Angle d'insertion moyen (\pm IC 5%) selon le rang du nœud depuis les plus vieilles feuilles pour les axes d'ordre 2 chez les arbres âgés de 1 an et de 2 ans.

Figure 2 : Fréquence relative de l'angle de roulis des phyllodes selon la position de la feuille sur l'axe (haut, latéral et bas) pour les axes d'ordre 2 chez les arbres âgés de 1 an (A), les axes d'ordre 2 situés au sommet de la couronne (B), les axes d'ordre 2 situés dans la partie médiane de la couronne (C) et les axes d'ordre 2 situés dans la partie basale de la couronne (D) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 3 : Fréquence relative de la torsion des pétioles selon la position de la feuille sur l'axe (haut, latéral et bas) pour les axes d'ordre 2 chez les arbres âgés de 1 an (A), les axes d'ordre 2 situés au sommet de la couronne (B), les axes d'ordre 2 situés dans la partie médiane de la couronne (C) et les axes d'ordre 2 situés dans la partie basale de la couronne (D) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 4 : Fréquence relative de la torsion des pétioles selon le type de production axillaire pour les axes d'ordre 2 situés au sommet de la couronne (B), les axes d'ordre 2 situés dans la partie médiane de la couronne (C) et les axes d'ordre 2 situés dans la partie basale de la couronne (D) chez les arbres âgés de 2 ans. « 0 » = bourgeon nu, « 1 » = petit rameau immédiat, « 2 » = branche, « 3 » = petit rameau immédiat élagué.

5.1.2 Disposition des organes foliaires sur les branches (A2) chez *A. mangium* âgé de 1 et 2 ans selon l'orientation de l'axe

- Angles d'insertion des phyllodes selon le rang du nœud

L'angle d'insertion des phyllodes par rapport à l'axe porteur des branches évolue dans le même sens que celui des phyllodes des troncs (pl. 4-16, fig. 1). L'angle d'insertion initial est de 20° puis augmente progressivement en fonction du rang du nœud. L'évolution des angles d'insertion des axes d'ordre 2 en position basale de la couronne des arbres âgés de 2 ans a tendance à être plus rapide que pour celle des axes d'ordre 2 en position haute dans la couronne.

- Angles de roulis du limbe des phyllodes selon le rang du nœud

Dans le cas des branches, les phyllodes en position épitone, hypotone et mésotone sur l'axe porteur ont été distingués. Les phyllodes des axes d'ordre 2 des arbres âgés de 1 an ont une distribution des angles de « roulis » similaire pour les 3 positions (pl. 4-16, fig. 2A). C'est à dire que quelque soit la position du phyllode sur l'axe porteur, 60% de ceux-ci ont un limbe vertical. Les angles des autres phyllodes sont distribués de manière homogène pour chacune des autres classes.

L'angle de roulis des phyllodes sur les axes verticaux situés dans la partie haute de la couronne des arbres de 2 ans diffèrent selon la position du phyllode sur l'axe (pl. 4-16, fig. 2B). Les phyllodes en position épitone ont leur limbe vertical dans 60% des cas alors que près de 80% des phyllodes en position mésotone ont leur limbe vertical. 40% des phyllodes en position hypotone ont leur limbe vertical.

Dans le cas des axes d'ordre 2 situés dans la partie médiane de la couronne des arbres âgés de 2 ans, les 3 positions des phyllodes se distinguent par leur proportion de limbe vertical (pl. 4-16, fig. 2C). Les phyllodes en position épitone ont leur limbe vertical dans 60% des cas et ne présentent pas de feuilles horizontales. Les phyllodes en position mésotone ont 45% des limbes orientés verticalement, les autres se repartissent de manière homogène dans toutes les classes d'angle. Enfin, les phyllodes en position hypotone sont caractérisés par 25% de feuilles verticales, les autres phyllodes ont tendance à se distribuer vers des angles compris entre 20° et 40°.

Les axes d'ordre 2 en position basale de la couronne des arbres âgés de 2 ans ont une distribution similaire de leur angle de « roulis » (pl. 4-16, fig. 2D). Toutefois, contrairement au cas précédent, seul 30% des phyllodes ont une orientation verticale de leur limbe. Un petit pic autour de 0 à 10° (limbe horizontal) apparaît avec une proportion de 20%.

- Angles de torsion du pétiole des phyllodes selon le rang du nœud

Chez les arbres âgés de 1 an, la position des phyllodes sur les branches n'influe pas sur la torsion du pétiole (pl. 4-16, fig. 3A). Plus de 90% des phyllodes ne présentent aucune torsion de leur pétiole.

Chez les arbres âgés de 2 ans, la torsion du pétiole a été étudiée en fonction de la position du phyllode par rapport à l'axe porteur et en fonction des types de productions axillaires associées. Pour les branches du sommet, la position du phyllode n'influe pratiquement pas sur la torsion du pétiole (pl. 4-16, fig. 3B). Pour les branches basales et médianes, les phyllodes épitones présentent des torsions du pétiole dans près de 40% des cas (pl. 4-16, fig 3C, D). Pour les 3 types de branches, le facteur qui influence le plus sur la torsion des pétioles est la présence d'une branche (pl. 4-16, fig. 4A, B et C). Les phyllodes qui axillent un rameau subissent une torsion de leur pétiole avec une moyenne de $23.2 \pm 5.6^\circ$ pour les branches basales, $38.4 \pm 10.49^\circ$ dans le cas des branches médianes et 23.1 ± 6.4 pour les branches terminales.

5.1.3 Etude de la disposition des organes foliaires sur les rameaux (A3) chez *A. mangium* âgé de 3 ans selon l'orientation de l'axe et l'éclairement

- Angles d'insertion des phyllodes

L'évolution des angles d'insertion des phyllodes par rapport à l'axe porteur est similaire pour les axes d'ordre 3 et les rameaux différenciés horizontaux et verticaux situés à l'ombre (pl. 4-17, fig. 1). L'angle d'insertion initial se situe autour de 20° et augmente progressivement avec le vieillissement des phyllodes jusqu'à des valeurs comprises entre 80° et 100° . Les phyllodes positionnés sur les axes d'ordre 3 situés au soleil ont un profil similaire dans l'évolution de l'angle d'insertion selon le rang du nœud mais des valeurs significativement plus faibles en comparaison aux trois autres types de rameaux. L'angle d'insertion initial est de 15° environ puis les angles d'insertion augmentent beaucoup plus lentement en fonction de l'âge du phyllode.

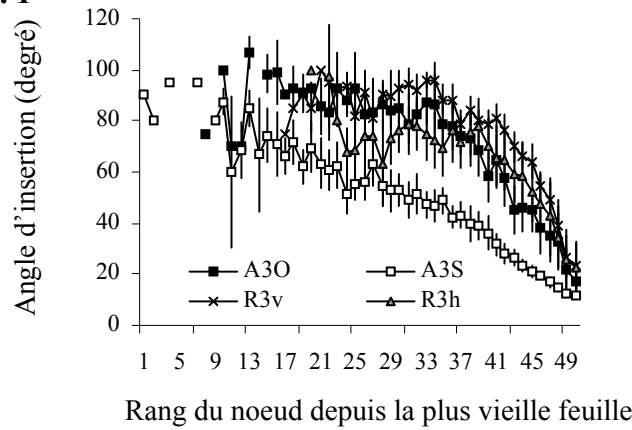
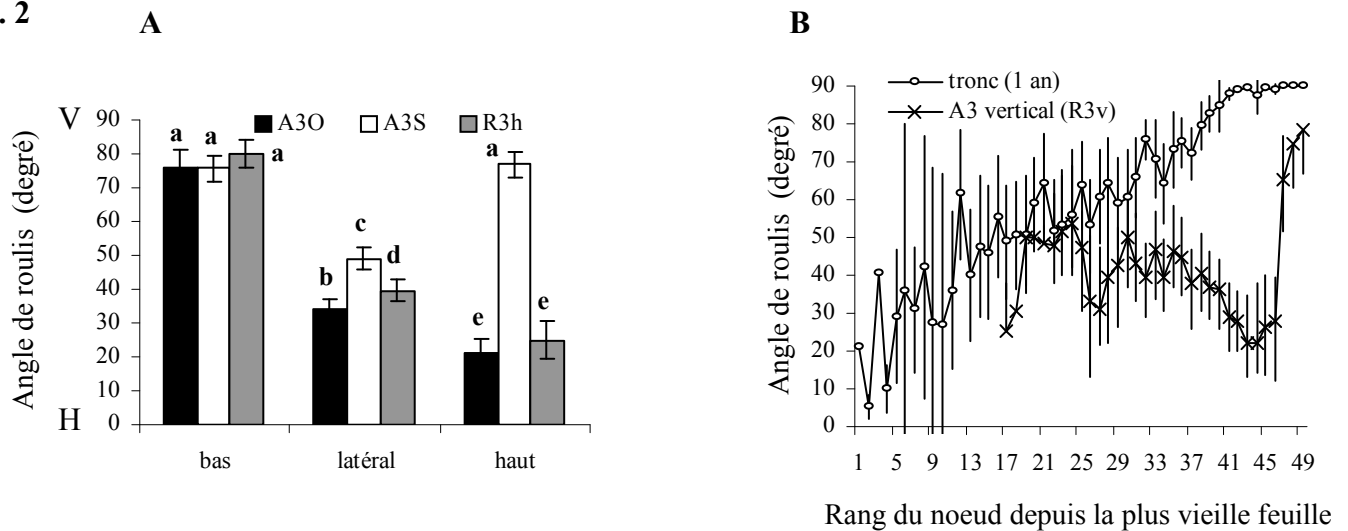
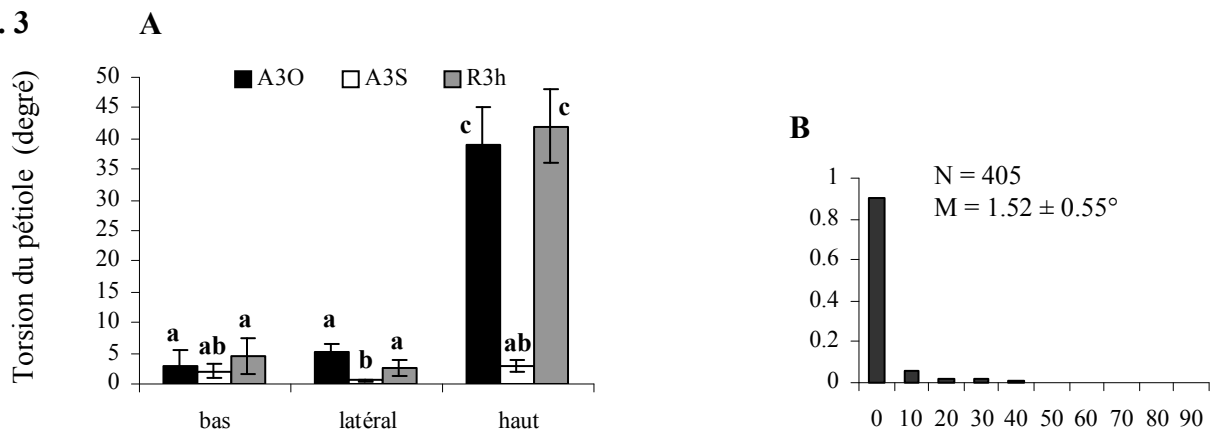
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3**

Planche 4-17 : Angles des phyllodes des branches chez *A. mangium* âgés de 3 ans.

Figure 1 : Angle d'insertion moyen (\pm IC 5%) selon le rang du nœud depuis les plus vieux phyllodes pour les axes d'ordre 3.

Figure 2 : (A) Comparaison de l'angle de roulis moyen (\pm IC 5 %) selon la position des phyllodes (haut, latéral et bas) par rapport à l'axe porteur pour les axes d'ordre 3. (B) Angle de roulis des phyllodes des axes différenciés verticaux des arbres de 3 ans en comparaison aux axes principaux verticaux des arbres de 1 an. Quand l'horizontalité est égale à 0° alors le limbe des phyllodes est horizontal, quand celle-ci est égale à 90° le limbe est vertical.

Figure 3 : (A) Comparaison de la torsion moyenne du pétiole (\pm IC 5 %) selon la position des phyllodes (haut, latéral et bas) par rapport à l'axe porteur pour les axes d'ordre 3. (B) Fréquence relative de la torsion des pétioles pour les axes différenciés verticaux des arbres.

A3O = axe d'ordre 3 horizontal à l'ombre, A3S = axe d'ordre 3 horizontal au soleil, R3h = rejet (A3) horizontal, R3v = rejet (A3) vertical.

- Angles de roulis du limbe des phyllodes

Dans le cas des rameaux horizontaux (A3S, A3O et R3H) l'angle de « roulis » des phyllodes est modifié selon leur position par rapport à l'axe porteur mais aussi selon l'éclairement reçu. Les phyllodes situés en position hypotone ne présentent pas de différence significative de leur angle de roulis quelque soit le type d'axe (pl. 4-17, fig. 2). Ces derniers ont un limbe vertical avec des valeurs comprises entre 75 et 80°. Les phyllodes en position mésotone ont un limbe plutôt oblique. Les phyllodes des axes situés à l'ombre ont un angle de roulis de $34 \pm 3^\circ$, ceux au soleil de $49 \pm 3^\circ$ et les rameaux à développement différés de $39 \pm 3^\circ$ en moyenne. Enfin, pour les phyllodes en position épitone, leur angle de roulis ne présente pas de différence significative pour les rameaux situés à l'ombre avec $21 \pm 4^\circ$ pour A3O et $25 \pm 5^\circ$ pour R3H. Par contre, l'angle de roulis des phyllodes situés sur les rameaux au soleil (A3S) sont significativement plus élevés, avec en moyenne $77 \pm 4^\circ$, comparé à celui des rameaux situés à l'ombre. Ainsi, les phyllodes en position épitone sont horizontaux à obliques quand le rameau est positionné à l'ombre alors que ceux au soleil ont des phyllodes verticaux.

Pour les axes différés verticaux, les phyllodes montrent une rapide évolution de leur angle de roulis par rapport, par exemple, aux axes verticaux des arbres âgés de 1 an (pl. 4-17, fig. 2B). Seul les 2, 3 phyllodes de l'apex sont verticaux puis ensuite très rapidement ces derniers prennent une orientation oblique.

- Angles de torsion du pétiole des phyllodes

Les phyllodes en position hypotone et mésotone présentent de très faibles torsions de leur pétiole, de l'ordre de 2 à 5° en moyenne, quelque soit le type d'axe (pl. 4-17, fig. 3). Par contre, les phyllodes en position épitone subissent de fortes torsions de leur pétiole pour A3O et R3H situés à l'ombre avec respectivement $39 \pm 6^\circ$ et $42 \pm 6^\circ$ en moyenne. Pour les axes situés au soleil (A3S), les torsions des pétioles sont très faibles, en moyenne $3 \pm 1^\circ$, ce qui est similaire aux phyllodes en position hypotone et mésotone.

Les axes à développement différés verticaux, quant à eux présentent de très faible torsion de leur pétiole avec en moyenne 1.5 ± 0.5 (pl. 4-17, fig. 3B).

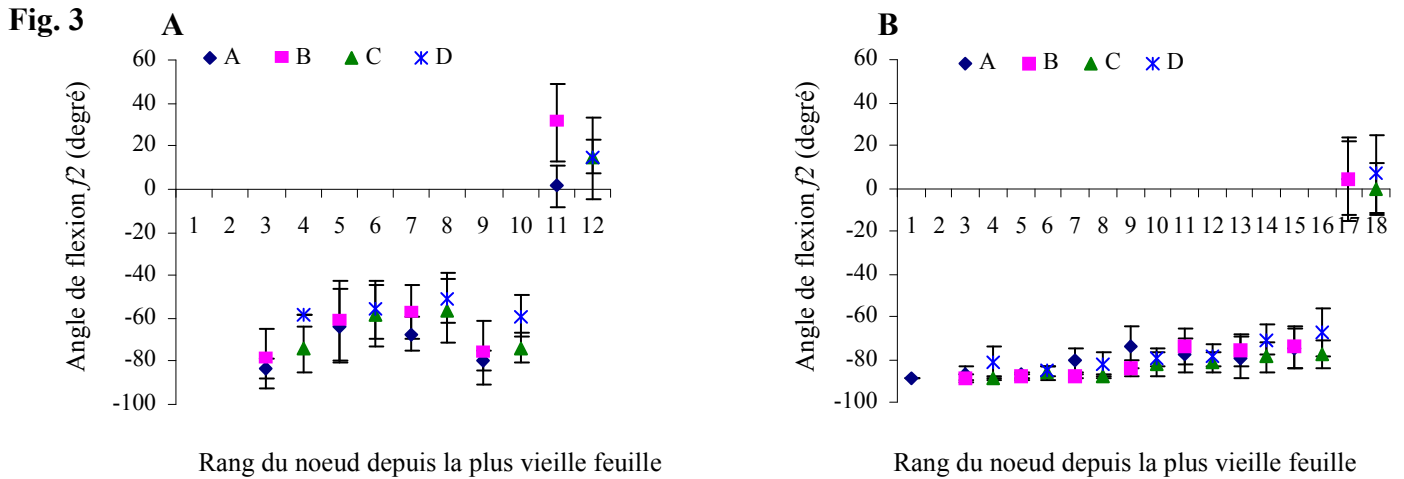
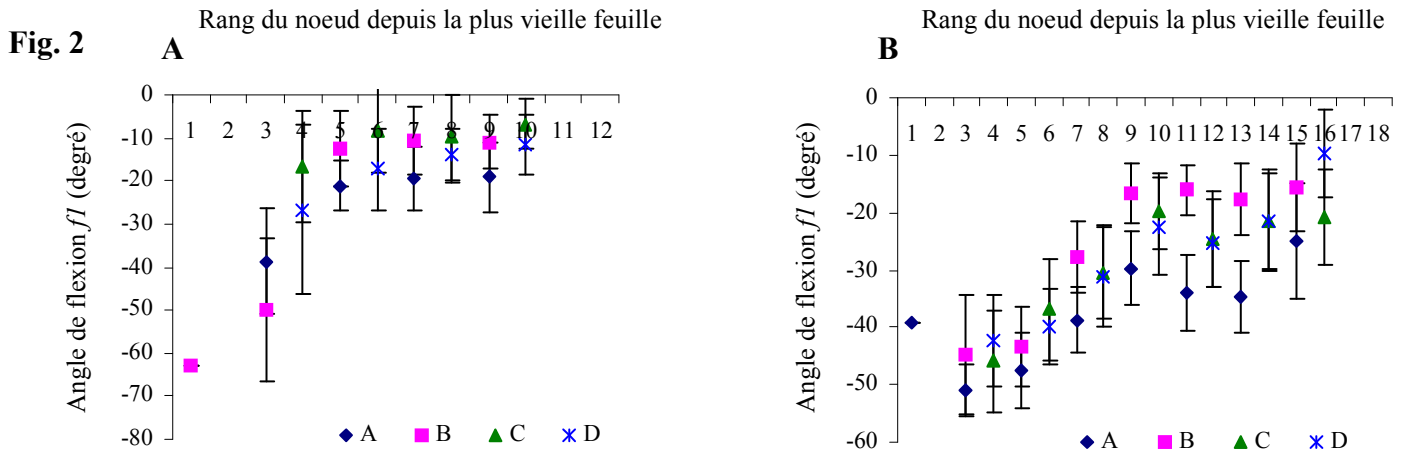
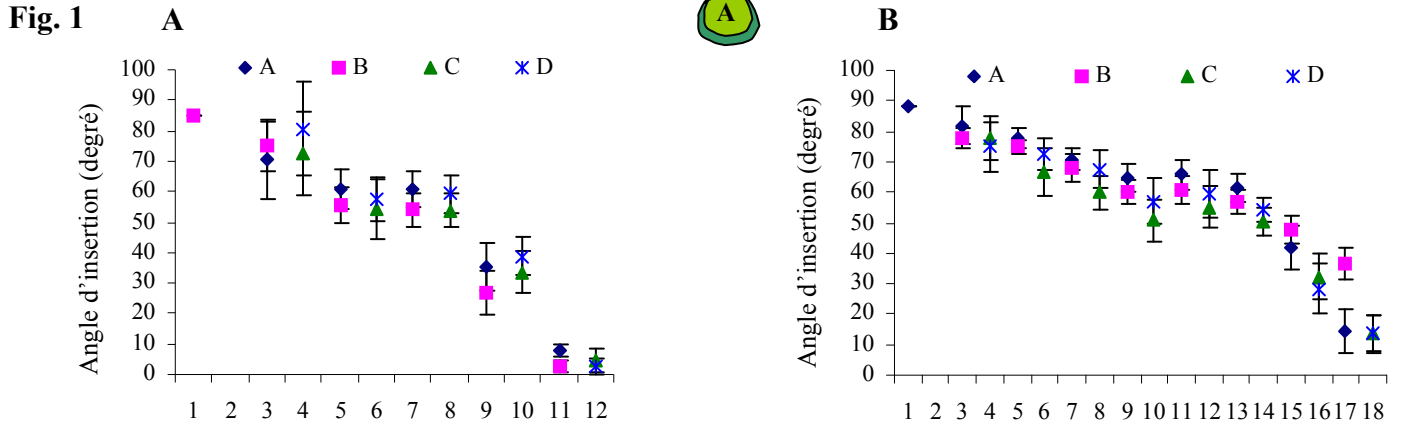
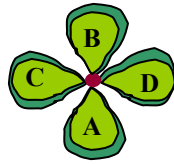


Planche 4-18 : Disposition des feuilles du tronc chez *T. grandis* âgés de 1 (A) et 2 ans (B).

Figure 1 : Angle d'insertion moyen (\pm IC 5%) selon le rang du noeud porteur depuis les plus vieilles feuilles.

Figure 2 : Angle de flexion $f1$ moyen (\pm IC 5%) selon le rang du noeud porteur depuis les plus vieilles feuilles.

Figure 3 : Angle de flexion $f2$ moyen (\pm IC 5%) selon le rang du noeud porteur depuis les plus vieilles feuilles.

5.2 Variations des angles foliaires et de l'orientation des feuilles selon l'âge des arbres, les catégories d'axes et la longueur des entre-nœuds chez *Tectona grandis*

5.2.1 Disposition des feuilles sur l'axe principal (A1) chez *T. grandis* âgé de 1 et 2 ans

- Angles d'insertion des feuilles selon le rang du nœud

Au niveau du nœud, l'angle d'insertion des deux feuilles opposées est similaire que ce soit pour les arbres âgés de 1 an ou de 2 ans (pl. 4-18, fig. 1A, B). L'angle d'insertion des feuilles sur l'axe principal des arbres âgés de 1 et 2 ans évolue de manière similaire en fonction du rang du nœud depuis les plus vieilles feuilles jusqu'aux plus jeunes (pl. 4-18, fig. 1A, B). L'angle initial d'insertion des feuilles est d'environ 10° puis augmente progressivement jusqu'à osciller autour de 80°.

- Angles de flexion du limbe selon le rang du nœud

Au niveau du nœud, l'angle *fl*, qui correspond à la zone de courbure de la feuille par rapport à l'horizontale, est similaire pour les 2 feuilles opposées des arbres de 1 an. Par contre, chez les arbres âgés de 2 ans cet angle *fl*, similaire pour les orthostiques C-D, présente des différences significatives pour les orthostiques A-B concernant les nœuds 9, 11 et 13 s'expliquant par la course du soleil. L'angle *fl*, ne présente pas de différence significative pour les 7 premières paires de feuilles en partant du sommet pour les arbres âgés de 1 an (pl. 4-18, fig. 2A). Cet angle oscille entre -10° et -30° en moyenne. Chez les arbres âgés de 2 ans, l'angle de flexion *fl* augmente progressivement de manière négative par rapport à l'horizontale (pl. 4-18, fig. 2B). Les feuilles les plus jeunes ont un angle *fl* de -10° en moyenne tandis que pour les feuilles les plus vieilles celui-ci atteint en moyenne -50°.

L'angle *f2*, qui correspond à l'angle entre l'apex de la feuille et l'horizontale, ne présente aucune différence significative pour chacune des paires de feuilles d'un même nœud que ce soit pour les feuilles des arbres âgés de 1 an et de 2 ans. Cet angle *f2* révèle 2 caractéristiques majeures entre les 4 premières paires de feuilles situées au sommet des axes et les autres paires de feuilles plus vieilles (pl. 4-18, fig. 3A, B). Les jeunes feuilles (en croissances) sont caractérisées par un angle positif très proche de l'horizontale tandis que les feuilles ayant fini leur croissance ont un angle fortement négatif. Les feuilles des arbres âgés de 1 an ont la partie terminale de leur limbe orientée vers le bas avec un angle moyen compris

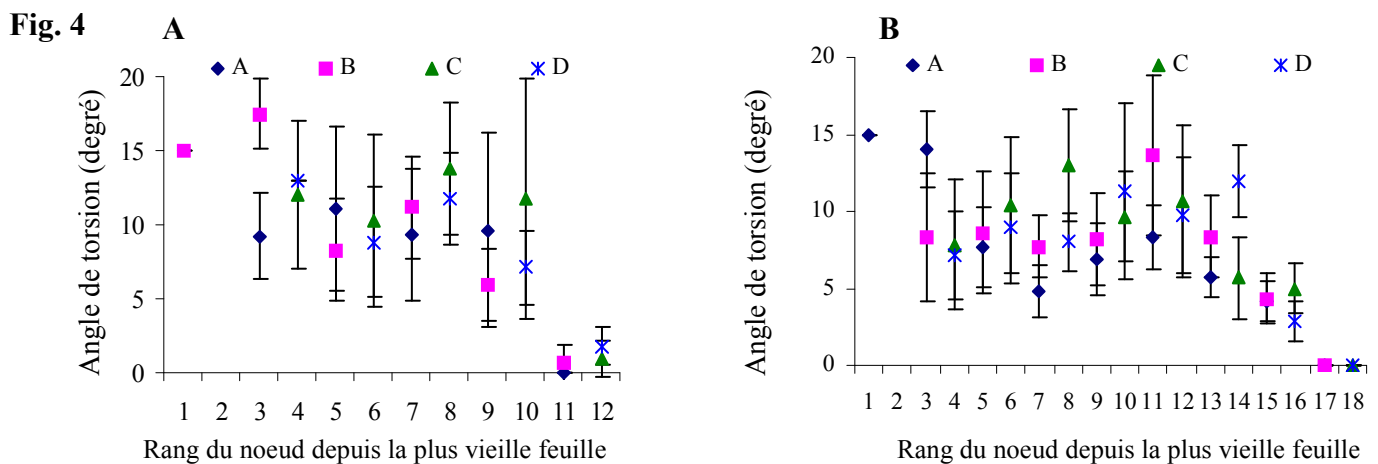
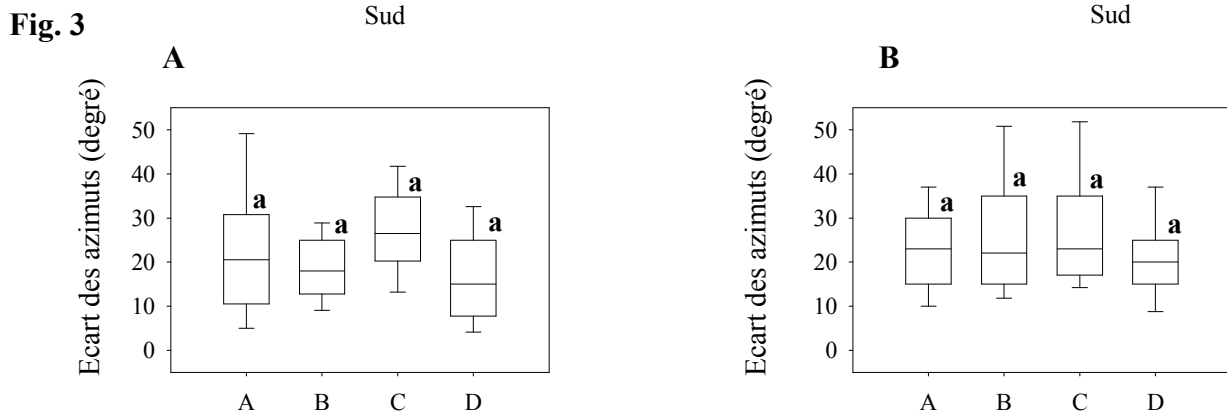
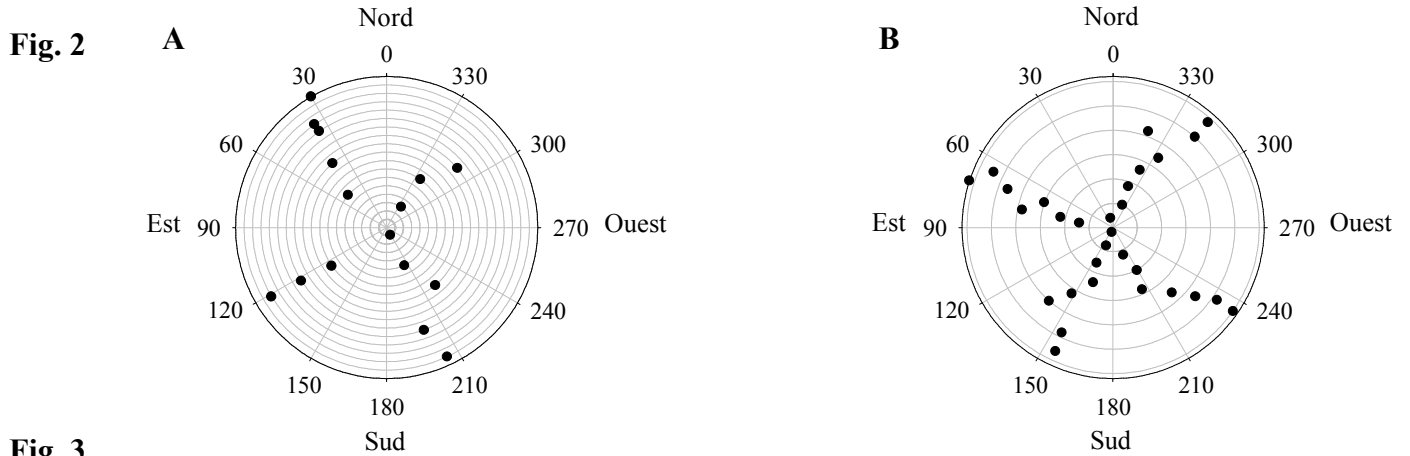
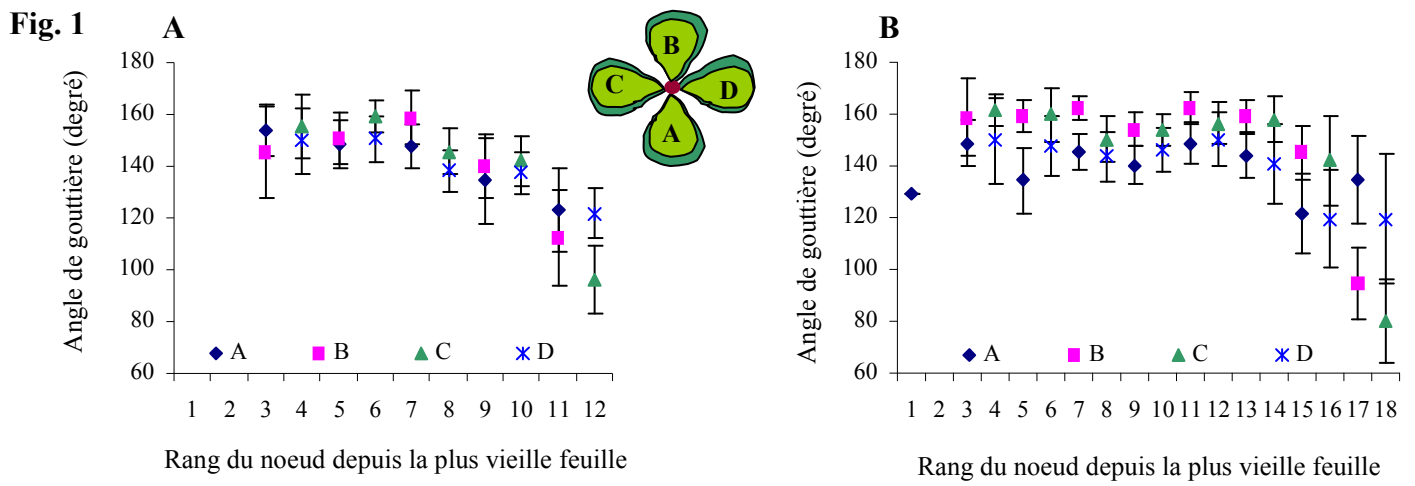


Planche 4-19 : Disposition des feuilles du tronc chez *T. grandis* âgés de 1 (A) et 2 ans (B).

Figure 1 : Angle de gouttière moyen (\pm IC 5%) selon le rang du nœud depuis les plus vieilles feuilles.

Figure 2 : Exemple de l'orientation géographique (en degré) des limbes des feuilles chez un Teck âgé de 1 an (A) et un Teck âgé de 2 ans (B). Il faut noter que l'est et l'ouest sont inversés par rapport à la réalité.

Figure 3 : Boîtes à moustache des écarts maximum des orientations géographiques des limbes pour un même orthostique.

Figure 4 : Angle moyen (\pm IC 5%) de torsion des pétioles selon le rang du nœud depuis les plus vieilles feuilles.

approximativement entre -60° et -80° . Chez les arbres âgés de 2 ans, l'apex des feuilles est quasiment vertical avec des angles f_2 compris en moyenne entre -70° et -90° .

- Angles de gouttière du limbe selon le rang du nœud

En parallèle à la courbure du limbe, en fonction du rang du nœud depuis le sommet de l'axe, celui-ci présente un angle de gouttière qui augmente avec l'âge de la feuille (pl. 4-19, fig. 1A, B). Cet angle augmente rapidement puisqu'à partir du 3^{ième} ou 4^{ième} nœud depuis le sommet il devient constant. L'angle de gouttière moyen pour une jeune feuille, par exemple pour l'orthostique C, est de $96 \pm 13^\circ$ tandis que pour une vieille feuille, située sur ce même orthostique, il est significativement plus élevé avec $155 \pm 12^\circ$ (pl. 4-19, fig. 1A). Les jeunes feuilles ont tendance à avoir les 2 côtés du limbe relevés par rapport à la nervure centrale tandis que les vieilles feuilles présentent un limbe moins plié.

- Orientation géographique du limbe selon le rang du nœud (azimut)

La mesure de l'azimut indique que les limbes des feuilles ne sont pas strictement les uns sous les autres pour un même orthostique. Les figures 2A et 2B de la planche 4-19 représentent l'azimut de chacune des feuilles respectivement pour un arbre âgé de 1 an et un arbre âgé de 2 ans. Globalement, la disposition opposée-décussé des feuilles est bien respectée. Toutefois, des petits décalages d'orientation peuvent être quantifiés pour les feuilles d'une même orthostique. Les écarts maximums des azimuts entre feuilles d'un même orthostique ne présente pas de différence significative pour les 4 orthostiques des arbres âgés de 1 et 2 ans (pl. 4-19, fig. 3A, B).

- Angle de torsion des pétioles

Sur les 2 plus jeunes nœuds, les feuilles ne présentent pas de torsion de leur pétiole que ce soit pour les arbres âgés de 1 an et 2 ans avec des valeurs inférieure à 3° en moyenne (pl. 4-19, fig. 4A, B). Puis, avec l'âge de la feuille, l'angle de torsion des pétioles a tendance à être plus élevé avec de fortes variations. L'angle de torsion des pétioles est en moyenne compris entre 5° et 20° . Par ailleurs, la torsion du pétiole ne permet pas d'expliquer les modifications des azimuts des feuilles que se soit pour les arbres âgés de 1 an ($R^2 = 0.07$) et les arbres âgés de 2 ans ($R^2 = 0.01$).

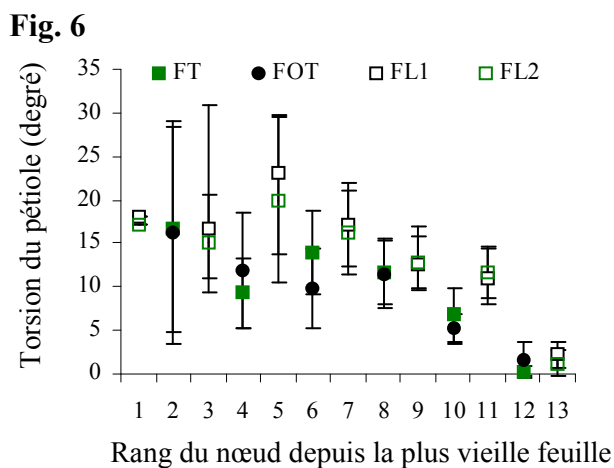
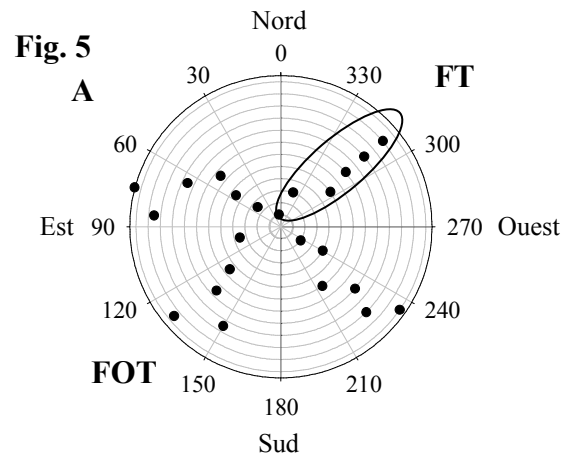
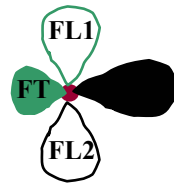
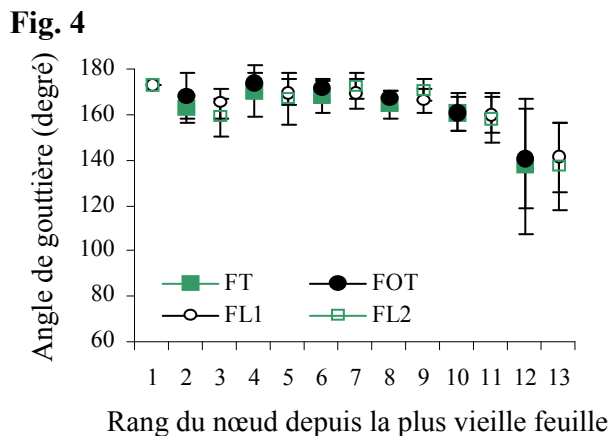
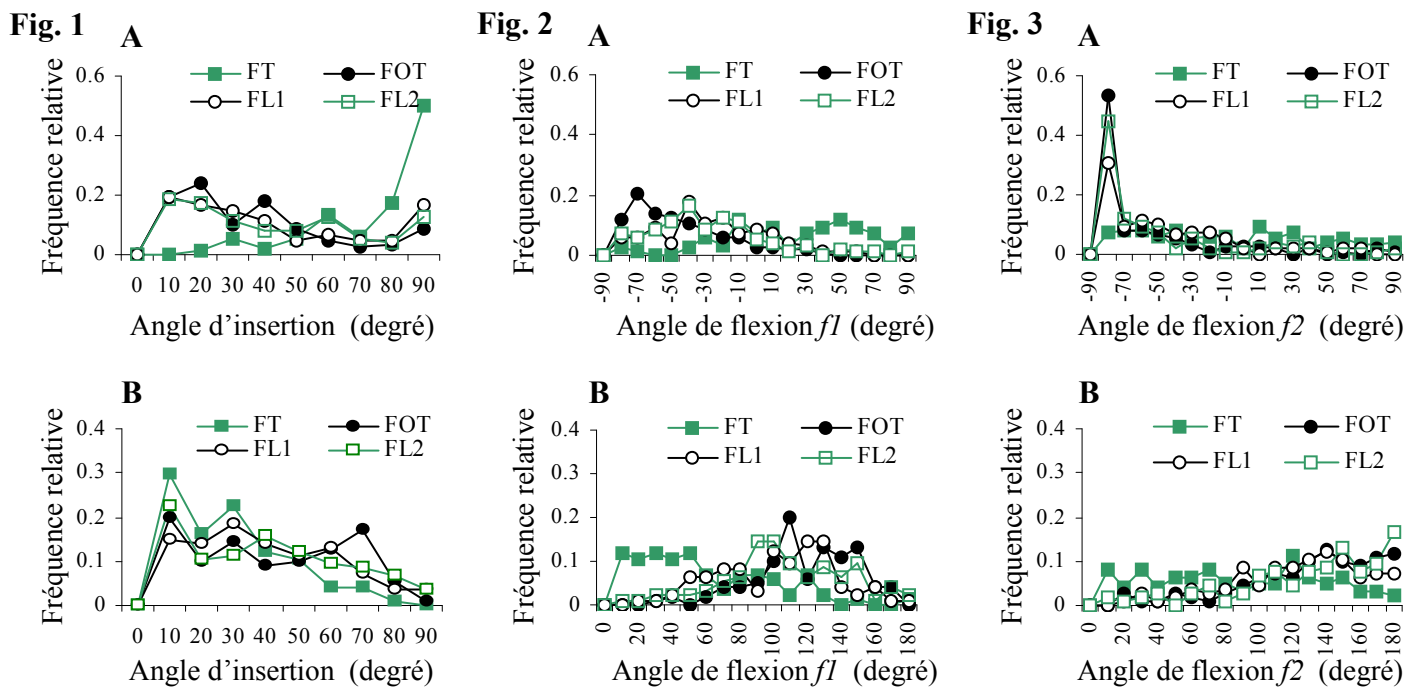


Planche 4-20 : Disposition des feuilles des branches (A2) chez *T. grandis* âgé de 3 ans.

Figure 1 : Fréquence relative des angles d'insertion selon l'horizontale (A) et selon l'axe porteur (B) pour les axes d'ordre 2 selon la position de la feuille par rapport au tronc.

Figure 2 : Fréquence relative des angles de flexion $f1$ selon l'horizontale (A) et selon l'axe porteur (B) pour les axes d'ordre 2 selon la position de la feuille par rapport au tronc.

Figure 3 : Fréquence relative des angles de flexion $f2$ selon l'horizontale (A) et selon l'axe porteur (B) pour les axes d'ordre 2 selon la position de la feuille par rapport au tronc.

Figure 4 : Evolution de l'angle de gouttière selon le rang de nœud depuis les plus vieilles feuilles pour les axes d'ordre 2 selon la position de la feuille par rapport au tronc.

Figure 5 : (A) Exemple de l'orientation géographique (en degré) des limbes des feuilles pour un axe d'ordre 2. Il faut noter que l'Est et l'Ouest sont inversé par rapport à la réalité. (B) Boîtes à moustache des écarts des azimuts pour les 4 rangées de feuilles.

Figure 6 : Evolution des angles de torsion des pétioles selon le rang du nœud depuis la base de la branche et selon la position de la feuille par rapport au tronc.

5.2.2 Disposition des feuilles sur les branches (A2) chez *T. grandis* âgé de 3 ans

- Angles d'insertion et de flexion

Les feuilles situées contre le tronc (FT) ont leur limbe érigé. Plus de 50 % des pétioles ont un angle d'insertion, par rapport à l'horizontale, compris entre 80° et 90° (pl. 4-20, fig 1A). Leur angle d'insertion par rapport à l'axe porteur est faible puisque près de 70 % des pétioles ont un angle compris entre 10° et 45° (pl. 4-20, fig 1B). L'angle de flexion $f1$, par rapport à l'horizontale (pl. 4-20, fig. 2A) indique des valeurs plutôt positives dans l'oblique et par rapport à l'axe porteur, cet angle est majoritairement compris entre 10° et 90°. L'angle de l'apex de la nervure principale $f2$ par rapport à l'horizontale est homogène avec des valeurs comprises entre -90° et +90°.

Au contraire, les feuilles opposées au tronc (FOT) ont leur pétiole oblique à horizontal avec 60 % des feuilles ayant un angle d'insertion par rapport à l'horizontale compris entre 10° et 45° (pl. 4-20, fig. 1A). L'angle d'insertion par rapport à l'axe porteur est uniforme entre 10° et 80° (pl. 4-20, fig. 1B). L'angle de flexion $f1$ par rapport à l'horizontale (pl. 4-20, fig. 2A) présente un pic dans les valeurs négatives, correspondant à un angle par rapport à l'axe porteur compris entre 90° et 160° (pl. 4-20, fig. 2B). La courbure du limbe est d'autant plus marquée que l'angle $f2$ est très fortement vertical dans le négatif pour plus de 50 % des feuilles (pl. 4-20, fig. 3A) et que l'angle $f2$ par rapport à l'axe porteur présente des fréquences relatives qui augmentent avec l'ouverture de cet angle (pl. 4-20, fig. 3B).

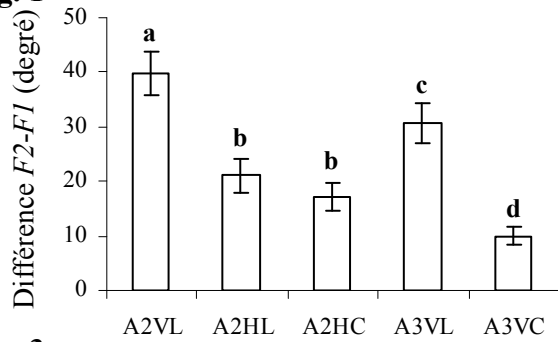
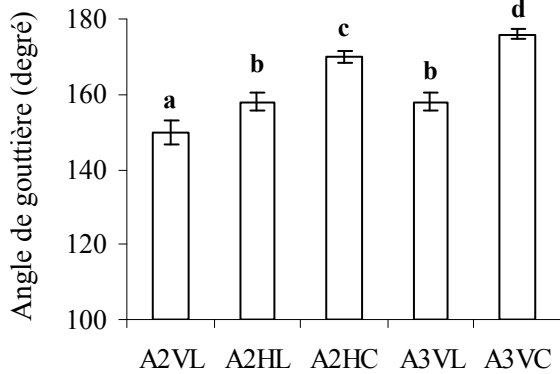
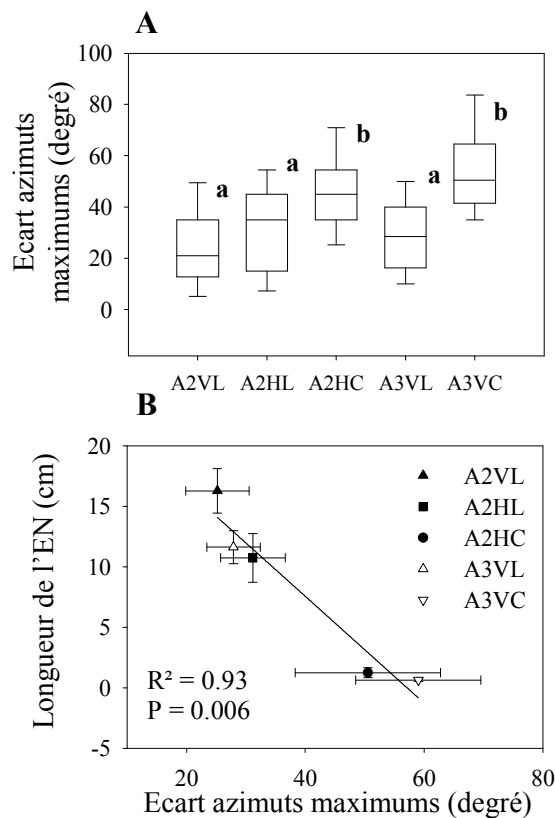
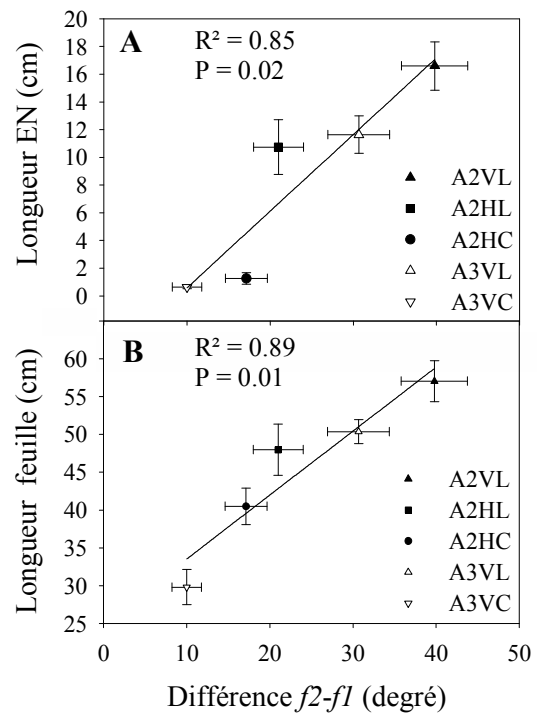
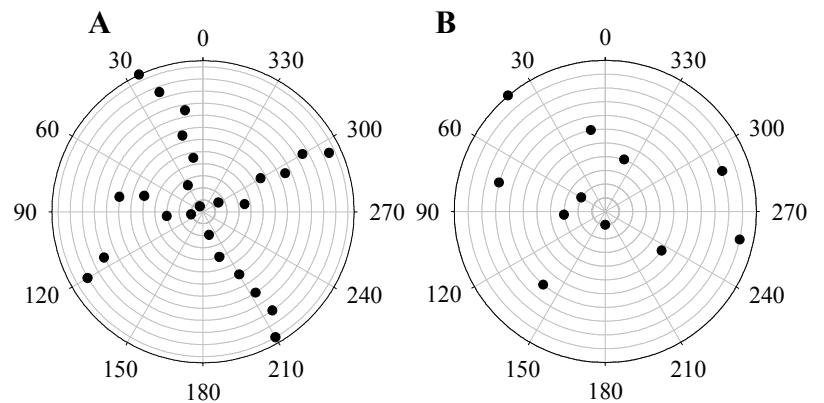
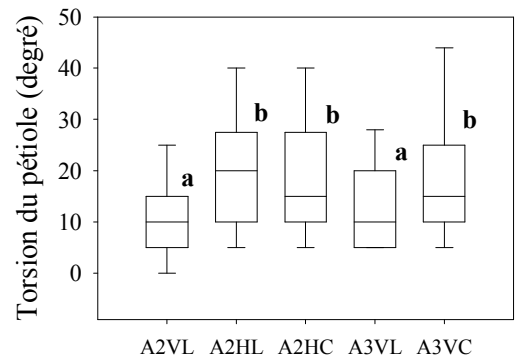
Les feuilles en position latérale par rapport au tronc (FL1 et FL2) ont un profil similaire entre-elles pour les 3 types d'angle et se comportent préférentiellement comme les feuilles opposées au tronc (pl. 4-20, fig. 1, 2 et 3).

- Angles de gouttière

Quelque soit la position des feuilles par rapport au tronc et par rapport au rang du nœud, aucune différence significative n'apparaît dans l'angle de gouttière. En comparaison aux feuilles situées sur les axes principaux des arbres de 1 et 2 ans cet angle a tendance à être plus élevé pour les feuilles des branches des arbres âgés de 3 ans. Ainsi, ces dernières ont tendance à être moins pliées.

- Angles d'azimut

Les feuilles disposées selon une phyllotaxie opposée-décussée réorientent leur limbe de façon que ces derniers ne soient pas strictement les uns au dessus des autres (pl. 4-20, fig. 5). Même si aucune différence significative des écarts maximum des azimuts n'apparaît selon la

Fig. 1**Fig. 3****Fig. 5****Fig. 2****Fig. 4****Fig. 6****Planche 4-21 : Disposition des feuilles des branches et rameaux chez *T. grandis* âgé de 4.5 ans.****Figure 1 :** Comparaison des moyennes (\pm IC 5%) des différences des angles de flexion $f2-f1$ selon le type d'axe.**Figure 2 :** Relation entre la longueur de l'entre-nœud moyenne (\pm IC 5%) et les différences des angles de flexion $f2-f1$ moyen (\pm IC 5%) selon le type d'axe (A) et relation entre la longueur la feuille moyenne (\pm IC 5%) et les différences des angles de flexion $f2-f1$ moyen (\pm IC 5%) selon le type d'axe.**Figure 3 :** Comparaison de l'angle de gouttière moyen (\pm IC 5%) selon le type d'axe.**Figure 4 :** Exemple de l'orientation géographique (degré) pour A3VL (A) et pour A3VC (B).**Figure 5 :** Boîtes à moustaches de l'écart des orientations géographiques maximales selon l'orthostique pour les différents types d'axes (A) et relation entre la longueur de l'entre-nœud moyen (\pm IC 5%) et l'écart moyen (\pm IC 5%) de l'orientation géographique maximale pour les différents types d'axes (B).**Figure 6 :** Boîtes à moustache de la torsion des pétioles (degré) selon le type d'axe.

A2VL = axe d'ordre 2 vertical à entre-nœuds longs, A2HL = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds longs, AHC = axe d'ordre 2 horizontal à entre-nœuds courts, A3VL = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds longs et A3VC = axe d'ordre 3 vertical à entre-nœuds courts.

disposition des feuilles vis-à-vis du tronc, les feuilles situées contre le tronc ont tendance à avoir des écarts plus faibles que les feuilles opposées avec respectivement $21 \pm 18^\circ$ et $30 \pm 31^\circ$ en moyenne.

- Angle de torsion des pétioles

Les 2 dernières paires de feuilles ne présentent pas de torsion de leur pétiole avec 3° en moyenne (pl. 4-20, fig. 6). Puis, l'angle de torsion a tendance à augmenter avec l'âge des feuilles avec des valeurs comprises entre 5° et 30° en moyenne. En parallèle, une plus grande variabilité des angles de torsion apparaît avec l'âge des feuilles. La torsion du pétiole ne permet pas d'expliquer les modifications des azimuts des feuilles ($R^2 < 0.20$).

5.2.3 Disposition des feuilles sur les branches et les rameaux chez *T. grandis* âgé de 4.5 ans

- Angles de flexion

La différence entre les angles $f2$ et $f1$ rend compte du degré de courbure des limbes. Ainsi, les axes d'ordre 2 verticaux à entre-nœuds longs ont un degré de courbure des limbes significativement plus élevé que les axes d'ordre 3 verticaux à entre nœuds longs avec respectivement $40 \pm 4^\circ$ et $30 \pm 4^\circ$ (pl. 4-21, fig. 1). Ces deux types d'axes ont eux-mêmes une courbure de leur limbe significativement plus élevée que les axes d'ordre 2 horizontaux à entre-nœuds longs ($21 \pm 3^\circ$) et à entre-nœuds courts ($17 \pm 2^\circ$). Ce sont les limbes des axes d'ordre 3 verticaux à entre-nœuds courts qui ont un degré de courbure significativement plus petit en comparaison aux autres types d'axes avec $10 \pm 1^\circ$ en moyenne. Ces variations du degré de courbure des limbes sont en rapport non seulement avec la longueur de l'entre-nœud correspondant (pl. 4-21, fig. 2A) mais aussi avec la longueur du limbe (pl. 4-21, fig. 2B). C'est ainsi que plus l'entre-nœud est long plus le limbe a un degré de courbure élevé ($R^2 = 0.85$, $p = 0.02$). Plus la feuille est longue plus le degré de courbure est important ($R^2 = 0.89$, $p = 0.01$).

- Angles de gouttière

Les feuilles des axes d'ordre 2 à entre-nœuds longs présentent un angle de gouttière significativement plus petit (149 ± 3) par rapport aux autres types d'axes (pl. 4-21, fig. 3). Les axes d'ordre 2 horizontaux et les axes d'ordre 3 verticaux, tous deux à entre nœuds longs, ne présentent pas de différence significative de leur angle de gouttière avec respectivement $158 \pm 2^\circ$ et $158 \pm 3^\circ$ en moyenne. Lorsque les entre-nœuds sont courts, l'angle de gouttière

augmente pour atteindre une moyenne de $170 \pm 2^\circ$ pour les axes d'ordre 2 horizontaux, significativement inférieur par rapport aux axes d'ordre 3 verticaux avec en moyenne $175.94 \pm 1.42^\circ$. Les feuilles situées sur les entre-nœuds courts sont alors moins pliées en comparaison aux feuilles portées par des entre-nœuds longs.

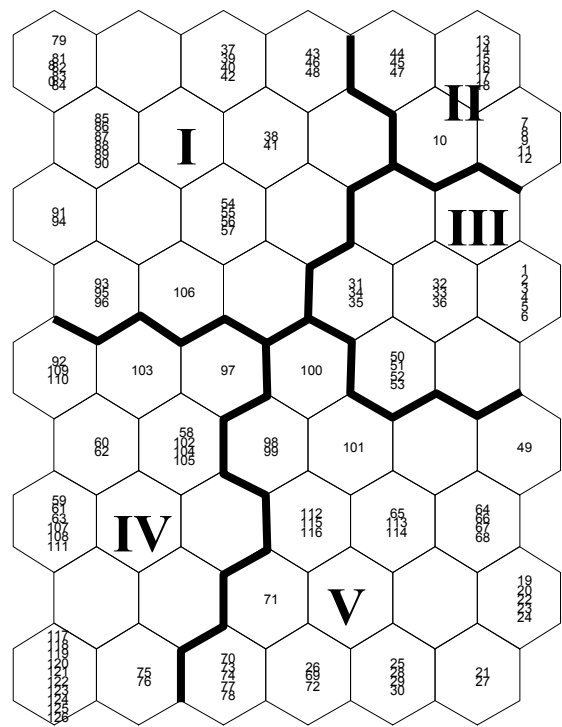
- Angles d'azimut

Les feuilles des axes verticaux d'ordre 2 à entre-nœuds longs, en position opposée-décussée, réorientent leur limbe de façon à ceux que ces derniers ne soient pas strictement les uns au dessus des autres (pl. 4-21, fig. 4A). Par contre, pour les axes d'ordre 3 verticaux à entre-nœuds courts les limbes sont orientés dans toutes les directions (pl. 4-21, fig. 4B). Pour tous les axes à entre-nœuds longs, qu'ils soient d'ordre 2 ou d'ordre 3, verticaux ou horizontaux, les écarts maximums d'azimut pour chacun des 4 orthostiques ne présentent pas de différence significative (pl. 4-21, fig. 5A). L'écart maximal moyen des azimuts est de $25.2 \pm 5.3^\circ$ pour les axes d'ordre 2 verticaux, de $31.2 \pm 5.4^\circ$ pour les axes d'ordre 2 horizontaux et de $27.9 \pm 4.5^\circ$ pour les axes d'ordre 3 verticaux. Lorsque les entre-nœuds sont courts, l'écart maximum des azimuts est significativement plus élevé en comparaison aux axes à entre-nœuds longs (pl. 4-21, fig. 5A). Les feuilles des axes d'ordre 2 horizontaux ont des écarts d'azimut moyens de $48.1 \pm 7.9^\circ$ et celles des axes d'ordre 3 verticaux de $59.1 \pm 10.5^\circ$. Ainsi, plus l'entre-nœud est petit plus les écarts maximums d'azimut pour un même orthostique sont élevés ($R^2 = 0.93$, $p = 0.006$, pl. 5-21, fig. 5B).

- Angles de torsion du pétiole

Ce sont les feuilles des axes verticaux à entre-nœuds longs qui ont un angle de torsion du pétiole significativement plus petit en comparaison aux autres types d'axes (pl. 4-21, fig. 6). L'angle de torsion moyen des axes verticaux d'ordre 2 est de $11.4 \pm 1.5^\circ$ et celui des axes verticaux d'ordre 3 est de $13.8 \pm 1.8^\circ$. Les axes d'ordre 2 horizontaux à entre-nœuds longs et courts et les axes d'ordre 3 verticaux à entre-nœuds courts ne présentent pas de différence significative de leur angle de torsion avec respectivement $20.1 \pm 2.4^\circ$, $19.1 \pm 2.3^\circ$ et $20.1 \pm 3.1^\circ$ en moyenne. En revanche, aucune relation entre les écarts des azimuts et la torsion du pétiole ne se dégage pour chacune des catégories d'axe ($R^2 < 0.10$).

Fig. 1



- I :** - Arbres de 2 ans, sommet et milieu de la couronne, feuilles matures et vieilles.
- Arbres de 3 ans, sommet et milieu de la couronne, feuilles jeunes, matures et vieilles.
- II :** - Arbres de 1 an, sommet de la couronne, feuilles matures et vieilles.
- Arbres de 2 ans, sommet de la couronne, vieilles feuilles.
- III :** - Arbres de 1 an, sommet de la couronne, feuilles jeunes.
- Arbres de 2 ans, base de la couronne, jeunes feuilles.
- IV :** - Arbres de 2 ans, milieu et base de la couronne, feuilles matures et vieilles.
- Arbres de 3 ans, milieu et base de la couronne, jeunes feuilles.
- V :** - Arbres de 1 an, sommet et base de la couronne, feuilles jeunes, matures et vieilles.
- Arbres de 2 ans, milieu et base de la couronne, feuilles jeunes et matures.
- Arbres de 3 ans, milieu et base de la couronne, jeunes, matures et vieilles feuilles.

Fig. 2

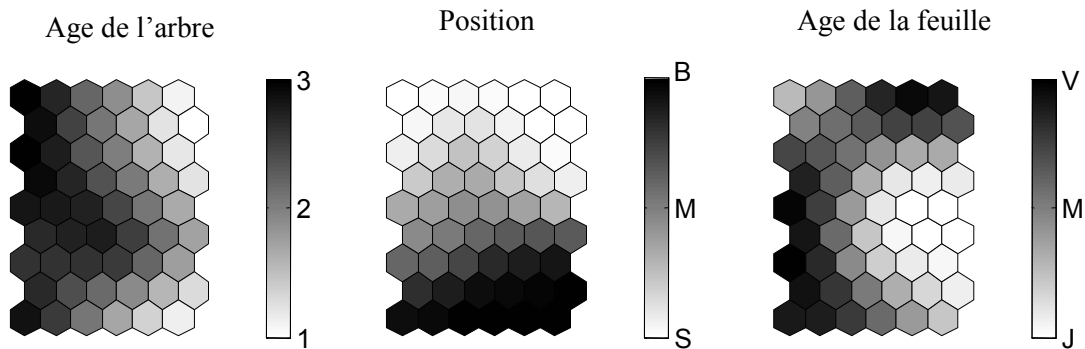


Fig. 3

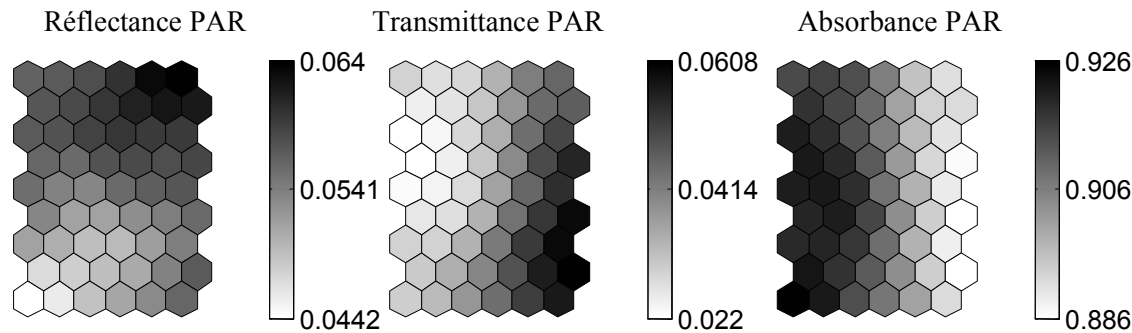


Planche 4-22 : Variations des propriétés optiques des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Distribution des échantillons foliaires sur la carte de Kohonen par la méthode des réseaux de neurones. Les échantillons ont été regroupés en 5 groupes selon la distribution euclidienne. Ces 5 groupes ont été déterminés à partir des 3 variables qualitatives et des variables quantitatives suivante: propriétés optiques, morphologie foliaire et biochimie de la feuille.

Figure 2 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge du phyllode (Jeune, Mature et Vieux).

Figure 3: Cartographies des gradients pour la réflectance, la transmittance et l'absorbance.

6 Variations des caractéristiques foliaires selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne et l'âge de la feuille

6.1 *Acacia mangium*

6.1.1 Propriétés optiques des feuilles

- Réflectance dans le PAR

Les valeurs élevées de réflectance caractérisent le groupe II, correspondant aux phyllodes situés sur des arbres jeunes, en position haute de la couronne et plutôt pour des phyllodes matures et vieux (pl. 4-22). La réflectance du limbe a tendance à diminuer pour les jeunes phyllodes situés à la base de la couronne en fonction de l'âge de l'arbre (pl. 4-23, fig. 1A). Les phyllodes de la base de la couronne des arbres âgés de 1 an ont une réflectance de 6 ± 0.8 % tandis que ceux des arbres de 3 ans ont une réflectance de 4 ± 0.9 %. En position haute et médiane de la couronne, les phyllodes ne présentent pas de différence significative de leur réflectance. Les jeunes phyllodes ont tendance à réfléchir moins la lumière que les phyllodes matures et vieux pour des positions hautes dans la couronne (pl. 4-23, fig. 1B). Par contre dans la partie médiane de la couronne, ce sont les jeunes phyllodes qui ont tendance à réfléchir le plus de lumière. Concernant les phyllodes situés à la base de la couronne, la réflectance est similaire quelque soit l'âge de la feuille.

- Transmittance dans le PAR

La représentation de la transmittance sur la carte de Kohonen indique un gradient gauche-droite depuis les valeurs les plus faibles vers les plus élevées (pl. 4-22, fig 3). Les valeurs élevées de transmittance se répartissent entre les groupes III et V (pl. 4-22 fig. 1) qui caractérisent les phyllodes jeunes et matures situés sur les arbres de 1 an.

Quelque soit l'âge du phyllode, la transmittance a tendance à diminuer avec l'âge de l'arbre (pl. 4-23, fig. 2A). L'effet position dans la couronne apparaît pour les arbres âgés de 3 ans avec les phyllodes situés à la base de la couronne qui transmettent plus de lumière que ceux situés au sommet avec respectivement 5 ± 0.9 % et 3 ± 0.6 %. La transmittance est similaire pour les phyllodes matures et vieux quelque soit la position de la branche dans la couronne (pl. 4-23, fig. 2B). Concernant les jeunes phyllodes, l'augmentation de la transmittance moyenne, depuis les axes situés au sommet de la couronne jusqu'à la partie basale, induit un écart significatif entre les jeunes phyllodes d'un côté et les phyllodes matures et vieux de l'autre.

Fig. 1

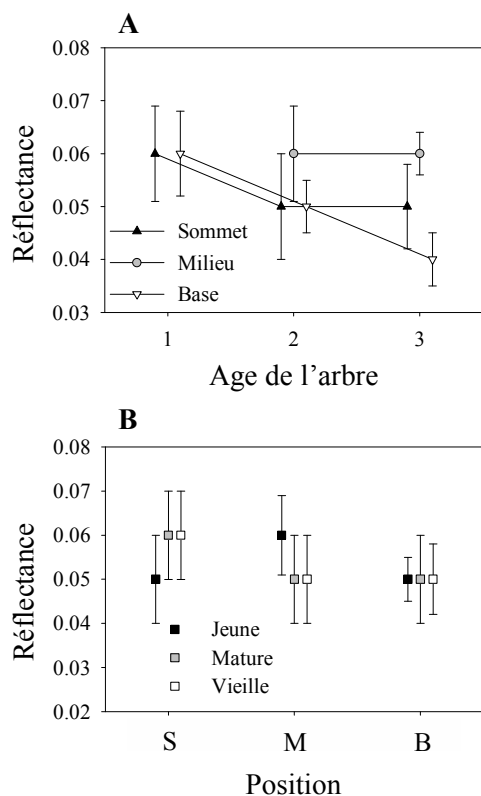


Fig. 2

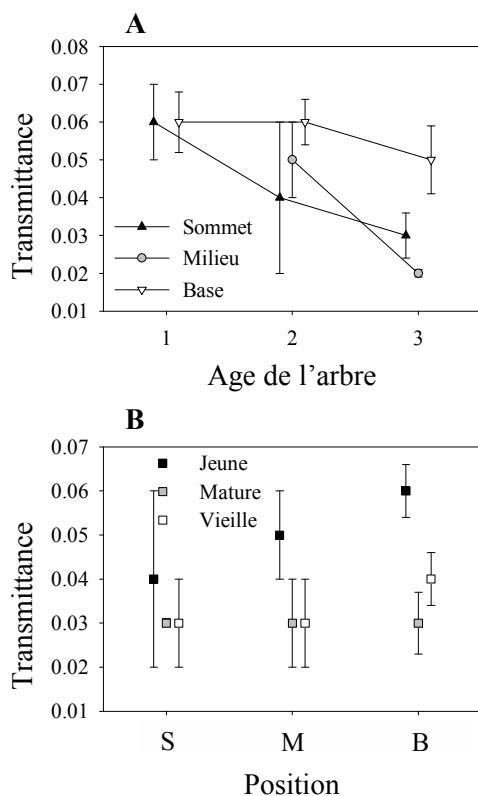


Fig. 3

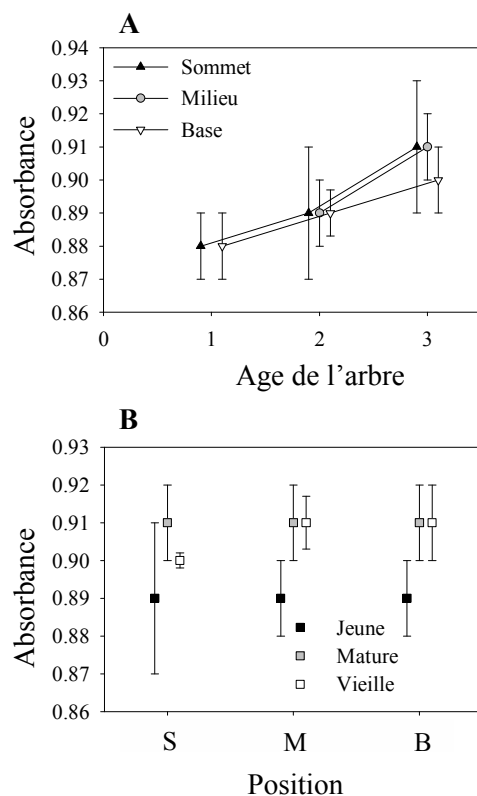


Planche 4-23 : Variations des propriétés optiques des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Réflectance de la lumière dans le PAR selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommet, milieu et base de la couronne) et (B) la position dans la couronne (S=sommet, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres de 2 ans.

Figure 2 : Transmittance de la lumière dans le PAR selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommet, milieu et base de la couronne) pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne (S=sommet, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres de 2 ans.

Figure 3 : Absorbance de la lumière dans le PAR selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommet, milieu et base de la couronne) pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne (S=sommet, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres de 2 ans.

- Absorbance dans le PAR

La carte de l'absorbance présente un profil symétrique par rapport à celle de la transmittance avec un gradient droite-gauche dont les valeurs les plus élevées sont à gauche (pl. 4-22, fig. 3). Ce sont les groupes I et IV qui sont affectés d'un taux d'absorbance plus élevé (pl. 4-22, fig. 1). Les phyllodes des arbres de 3 ans absorbent plus de lumière que les phyllodes des arbres de 1 an. Ce sont aussi les vieux phyllodes qui ont tendance à absorber plus de lumière que les jeunes. De plus, aucune variation de l'absorbance n'apparaît en fonction de la position du phyllode dans la couronne.

Le taux d'absorbance augmente pour les feuilles jeunes en fonction de l'âge de l'arbre avec $88 \pm 1\%$ pour les phyllodes des arbres de 1 an et $91 \pm 2\%$ pour ceux des arbres de 3 ans (pl. 4-23, fig. 3A). Les jeunes feuilles se distinguent des feuilles matures et vieilles par un taux d'absorbance qui a tendance à être plus faible quelque soit la position de la branche dans la couronne (pl. 4-23, fig. 3B).

Fig. 1

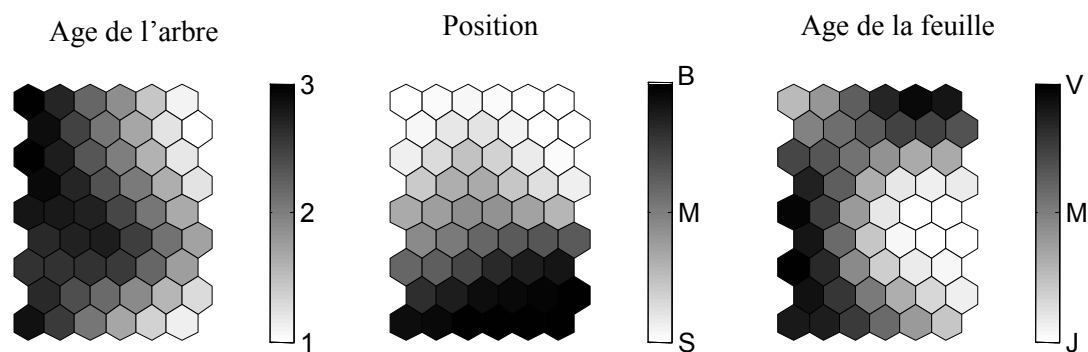


Fig. 2

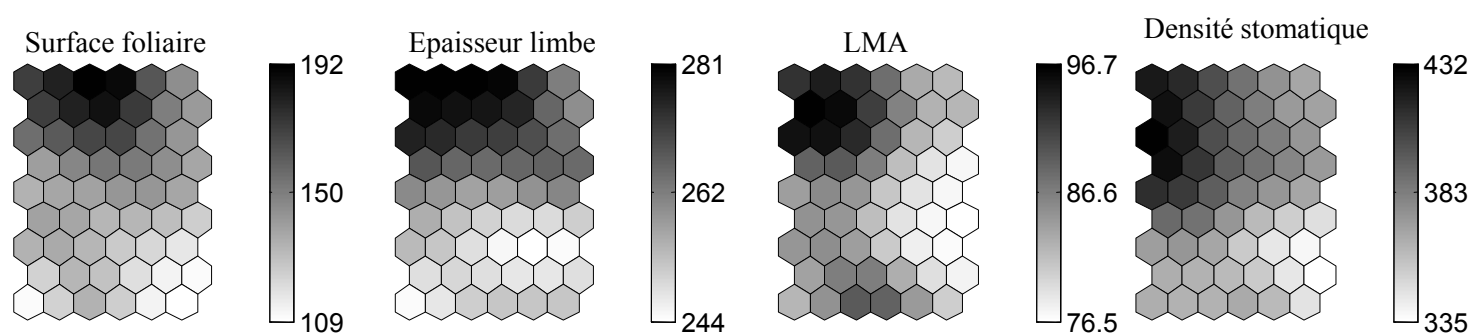


Planche 4-24 : Variations de la morphologie des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge du phyllode (Jeune, Mature et Vieux).

Figure 2: Cartographies des gradients pour la surface foliaire, l'épaisseur du limbe, le LMA et la densité stomatique.

6.1.2 Morphologie foliaire

- Surface foliaire

Les valeurs élevées de surface foliaire sont situées dans la partie haute de la carte de Kohonen (pl. 4-24, fig. 2). Cette zone caractérise principalement le groupe I (pl. 4-22, fig. 1) qui rassemble les phyllodes situés sur des arbres âgés de 2-3 ans, en position sommitale de la couronne et plutôt pour des phyllodes matures et vieux (pl. 4-24, fig. 1, 2).

La surface foliaire des jeunes phyllodes est significativement plus élevée pour ceux du sommet de la couronne ($164.2 \pm 12.5 \text{ cm}^2$) comparée à celle des phyllodes à la base ($113.7 \pm 21.2 \text{ cm}^2$) pour les arbres âgés de 3 ans. Pour les arbres âgés de 1 et 2 ans les mêmes tendances apparaissent (pl. 4-25, fig. 1A). Quelque soit la position de la branche dans la couronne, l'épaisseur des limbes a le même profil en fonction de l'âge des phyllodes (pl. 4-25; Fig. 1B). Les jeunes phyllodes ont tendance à avoir une surface foliaire plus petite comparée à celle des phyllodes matures et vieux.

- Epaisseur du limbe

La carte de Kohonen de l'épaisseur du limbe montre un gradient haut-bas avec les valeurs les plus élevées en haut (pl. 4-24, fig. 3) correspondant au groupe I (pl. 4-22, fig. 1). Ce gradient est fortement lié à celui de la position dans la couronne (pl. 4-24, fig. 2).

L'épaisseur du limbe ne présente pas de différence significative selon la position pour les arbres âgés de 1 an (pl. 4-25, fig. 2A). Agés de 2 et 3 ans, la position du phyllode dans la couronne varie significativement avec les limbes les plus épais au sommet (respectivement $275.4 \pm 10.7 \text{ }\mu\text{m}$ et $280.4 \pm 6.2 \text{ }\mu\text{m}$) et les plus fins à la base de la couronne (respectivement $231.1 \pm 7.3 \text{ }\mu\text{m}$ et $235.8 \pm 6.5 \text{ }\mu\text{m}$). L'épaisseur du limbe en position basale diminue avec l'âge de l'arbre, celle des phyllodes de la partie médiane est constante et celle des phyllodes situés au sommet augmente. Pour une même position donnée dans la couronne, l'épaisseur du limbe ne présente pas de différence significative selon l'âge de la feuille (pl. 4-25, fig. 2B). Cependant, les jeunes phyllodes situés sur les branches à la base de la couronne des arbres âgés de 2 ans sont plus fins que les phyllodes matures et vieux.

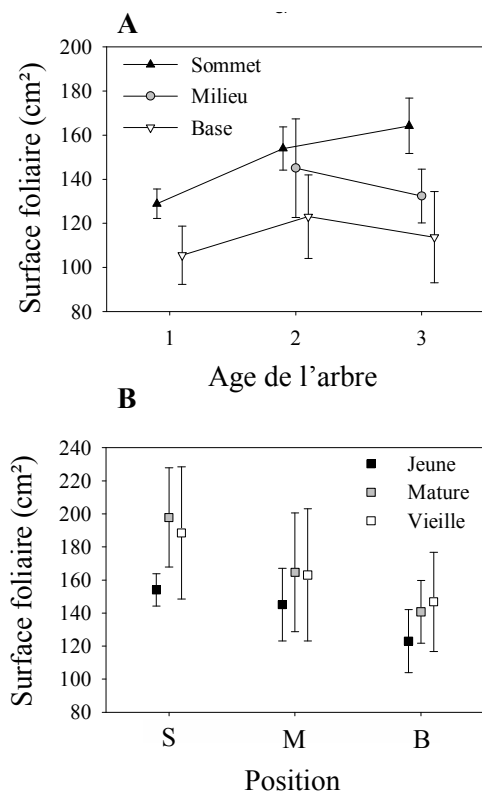
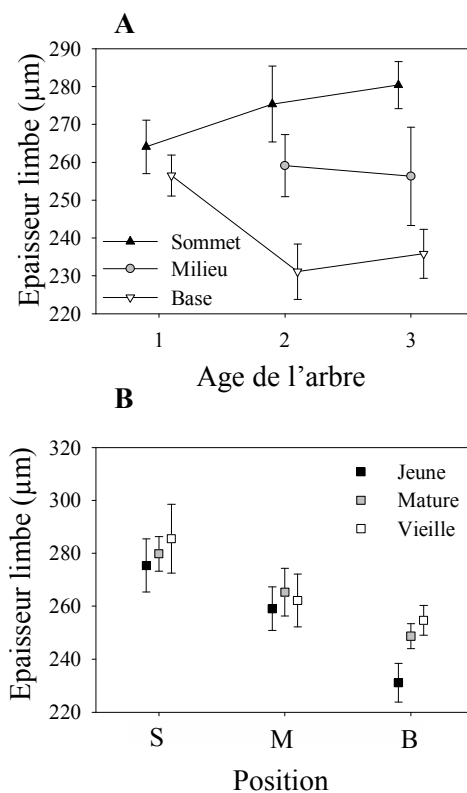
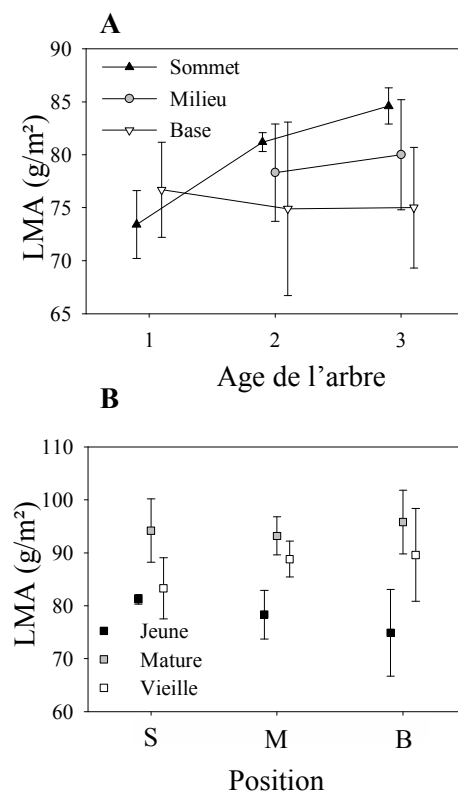
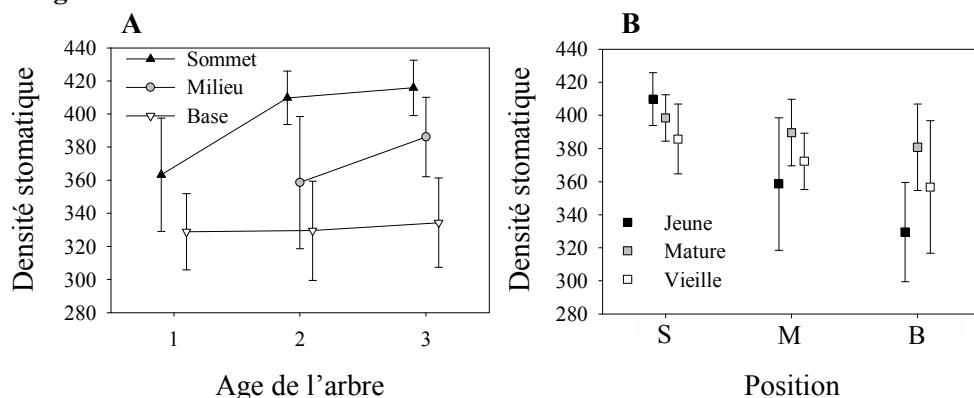
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Fig. 4**

Planche 4-25 : Variations de la morphologie des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1: Surface foliaire selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommet, milieu et base) et (B) la position dans la couronne (S=sommet, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 2: Epaisseur du limbe selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommet, milieu et base de la couronne) pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne (S=sommet, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 3: LMA selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommet, milieu et base de la couronne) pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne (S=sommet, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 4: Densité stomatique selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommet, milieu et base de la couronne) pour les jeunes phyllodes et (B) la position dans la couronne (S=sommet, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

- Masse surfacique foliaire (LMA)

Les valeurs élevées de LMA caractérisent le groupe I qui regroupe les phyllodes des arbres de 2-3 ans en position haute dans la couronne (pl. 4-24, fig. 1, 2). Les valeurs de LMA les plus faibles caractérisent les jeunes feuilles.

Le LMA est similaire quelque soit la position des phyllodes sur les arbres âgés de 1 an puis chez les arbres plus âgés l'écart des LMA entre positions est plus élevé (pl. 4-25, fig. 3A). En effet, le LMA augmente pour les phyllodes situés au sommet et diminue pour les phyllodes situés à la base. Ainsi, chez les arbres âgés de 3 ans, les phyllodes de la partie basale de la couronne sont caractérisés par un LMA moyen de $75.0 \pm 5.7 \text{ g/m}^2$ et ceux de la partie haute de la couronne par un LMA moyen de $84.6 \pm 1.7 \text{ g/m}^2$. Les jeunes phyllodes ont un LMA plus faible que les phyllodes matures et vieux quelque soit la position de la branche dans la couronne (pl. 4-25, fig. 3B).

- Densité stomatique

Les fortes densités stomatiques caractérisant le groupe I et une partie du groupe IV (pl. 4-22, fig. 1 et pl. 4-24, fig. 1, 2) correspondent aux phyllodes des arbres âgés de 3 ans situés en position haute et médiane dans la couronne. L'âge de la feuille n'influe pas sur les valeurs de densité stomatique.

Les phyllodes situés dans la partie haute de la couronne ont une densité stomatique significativement plus forte que les phyllodes situés à la base de la couronne pour les arbres âgés de 2 et 3 ans (pl. 4-25, fig. 4A). Par exemple, chez les arbres âgés de 3 ans, les phyllodes de la base de la couronne ont 334 ± 27 stomates par mm^2 en moyenne alors que ceux de la partie haute de la couronne ont une moyenne de 416 ± 16 stomates par mm^2 . Les phyllodes situés dans la partie haute et médiane de la couronne ont tendance à avoir un nombre de stomates plus important en fonction de l'âge de l'arbre alors que les phyllodes en position basale ne présentent aucune évolution de leur densité stomatique. Pour les branches au sommet de la couronne, les jeunes phyllodes ont tendance à avoir plus de stomates que les phyllodes matures, qui ont eux-mêmes plus de stomates que les phyllodes vieux (pl. 4-25, fig. 4B). Par contre pour les branches médianes et basales se sont les jeunes phyllodes qui ont tendance à avoir moins de stomates par mm^2 .

Fig. 1

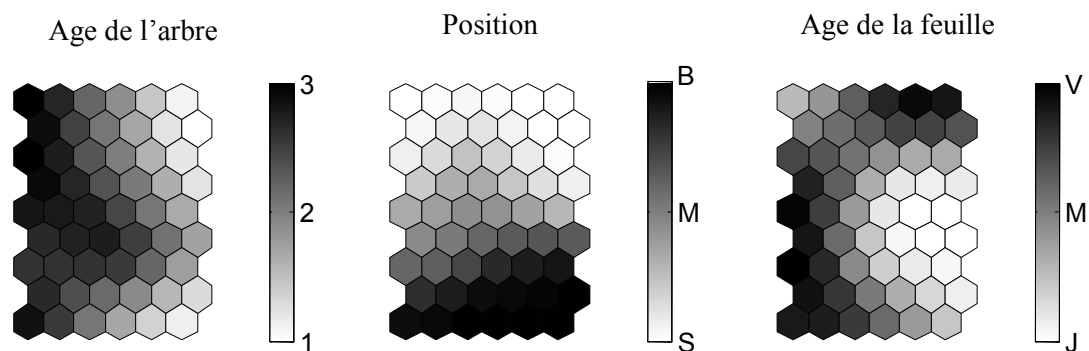


Fig. 2

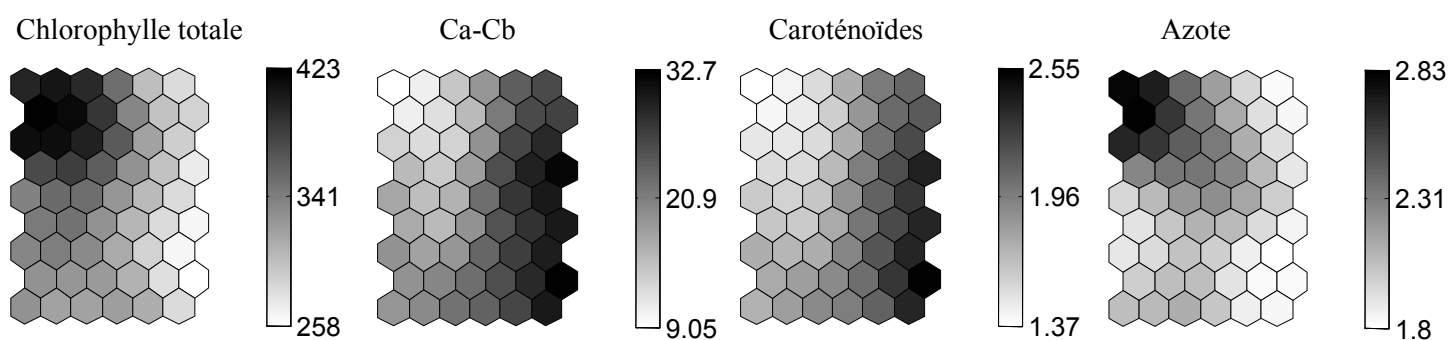


Planche 4-26 : Variations des caractéristiques biochimiques des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge du phyllode (Jeune, Mature et Vieux).

Figure 2: Cartographies des gradients pour la teneur en chlorophylle totale, le rapport chlorophylle a sur chlorophylle b (Ca-Cb), la teneur en caroténoïdes et la teneur en azote foliaire.

6.1.3 Biochimie des feuilles

- Teneurs en chlorophylles

Les valeurs élevées en chlorophylle totale caractérisent le groupe I (pl. 4-22, fig. 1 et pl. 4-26, fig. 1, 2). Ainsi, ce sont les phyllodes des arbres âgés de 2-3 ans en position haute dans la couronne qui ont une teneur en chlorophylle totale élevée. Les valeurs les plus faibles caractérisent les jeunes feuilles (pl. 4-26, fig. 1 et 2).

La teneur en chlorophylle totale augmente en fonction de l'âge des arbres quelque soit la position du phyllode dans la couronne (pl. 4-27, fig.1A). Des écarts significatifs apparaissent entre la position haute et basale pour la couronne des arbres de 2 ans avec respectivement $343.1 \pm 44.1 \text{ mg/m}^2$ et $254.5 \pm 28.6 \text{ mg/m}^2$. Les phyllodes matures ont une teneur en chlorophylle totale significativement plus élevée que les phyllodes jeunes et vieux pour chacune des trois positions des branches dans la couronne (pl. 4-27, fig. 1B).

- Rapport chlorophylle a sur chlorophylle b

La carte de Kohonen concernant le rapport Ca/Cb souligne un gradient droite-gauche avec les valeurs les plus élevées à droite (pl. 4-26, fig. 1, 2) correspondant aux jeunes phyllodes situés sur les arbres de 1 an.

Le rapport Ca/Cb diminue en fonction de l'âge des arbres (pl. 4-27, fig. 2A). Ainsi, pour les phyllode du sommet de la couronne, le rapport Ca/Cb représente 2.60 ± 0.25 pour les arbres de 1 an alors que pour les arbres de 3 ans le rapport diminue significativement avec une moyenne de 1.30 ± 0.34 . Même si aucune différence significative n'apparaît pour marquer un effet position dans la couronne, les phyllodes du sommet ont tendance à avoir un rapport Ca/Cb inférieur à celui des phyllodes de la base pour les 3 âges d'arbre. Pour chacune des 3 positions, les jeunes phyllodes présentent un rapport Ca/Cb le plus élevé que celui des phyllodes matures (pl. 4-27, fig. 2B).

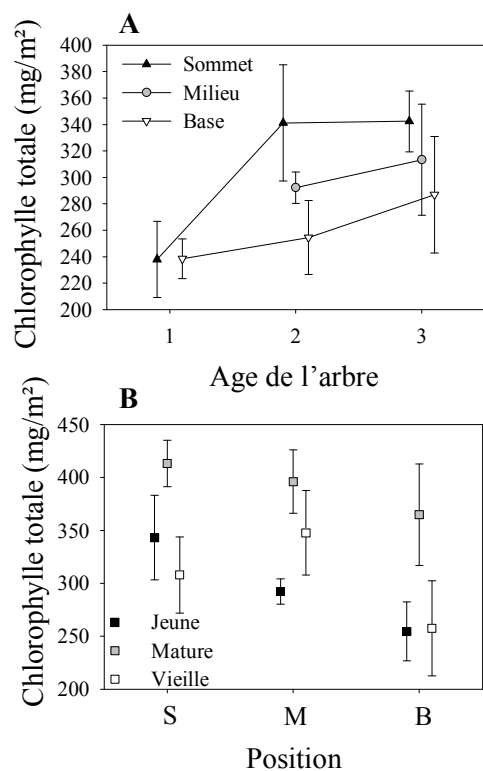
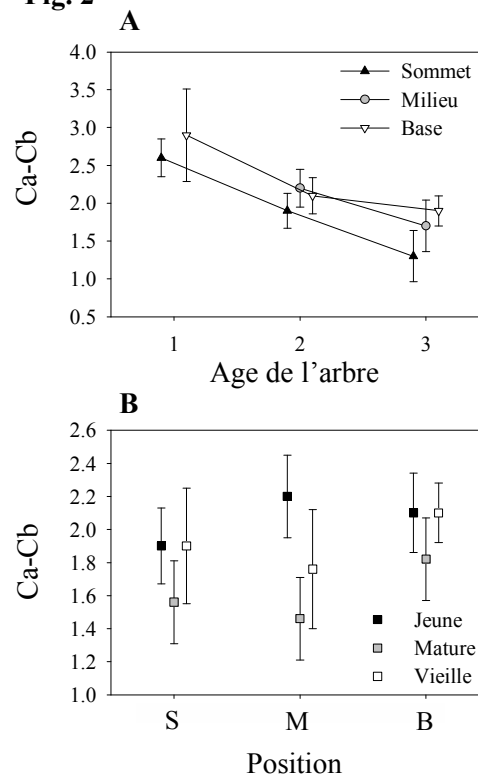
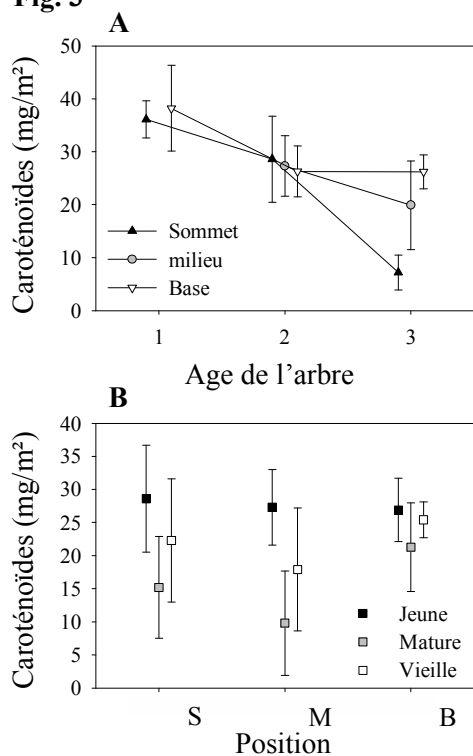
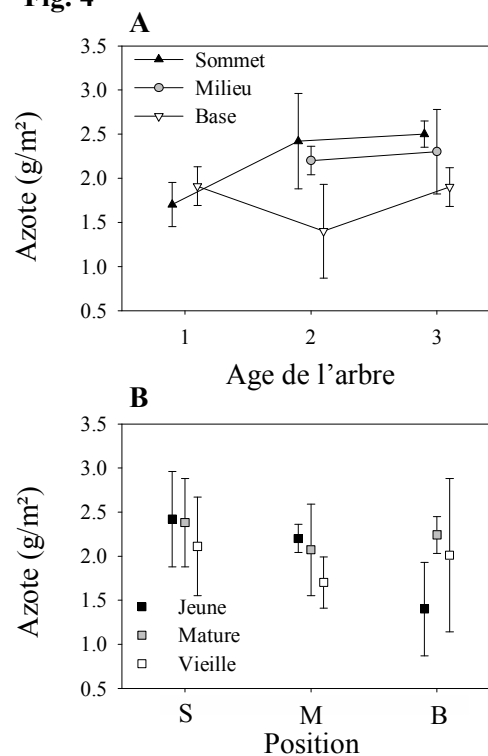
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Fig. 4**

Planche 4-27 : Variations des caractéristiques biochimiques des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1: Teneur en chlorophylle totale selon (A) l'âge des arbres et la position dans la couronne et (B) la position dans la couronne et l'âge des organes foliaires chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 2: Rapport chlorophylle a sur chlorophylle b (Ca-Cb) selon (A) l'âge des arbres et la position dans la couronne pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne et l'âge des organes foliaires chez les arbres de 2 ans.

Figure 3: Teneur en caroténoïdes selon (A) l'âge des arbres et la position dans la couronne pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne et l'âge des organes foliaires chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 4: Teneur en azote foliaire selon (A) l'âge des arbres et la position dans la couronne pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne et l'âge des organes foliaires chez les arbres âgés de 2 ans.

- Teneur en caroténoïdes

Le gradient des valeurs de la teneur en caroténoïdes représenté dans la carte de Kohonen est similaire au rapport Ca/Cb (pl. 4-26, fig. 1, 2). La teneur en caroténoïdes diminue en fonction de l'âge des arbres (pl. 4-27, fig. 3A).

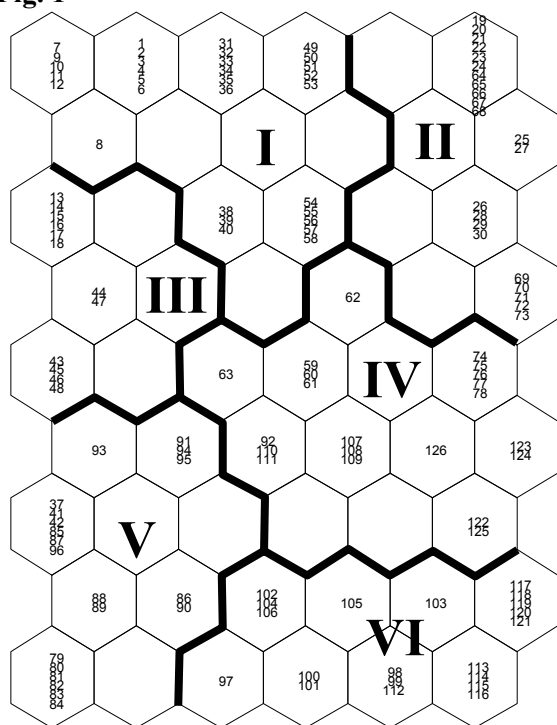
Aucune différence significative n'apparaît en fonction de la position des phyllodes dans la couronne, excepté pour les arbres âgés de 3 ans où les phyllodes du sommet ont significativement moins de caroténoïdes ($7.2 \pm 3.3 \text{ mg/m}^2$) que les phyllodes de la base de la couronne ($2.10 \pm 0.24 \text{ mg/m}^2$). Pour chacune des 3 positions, les jeunes phyllodes ont tendance à avoir une teneur en caroténoïdes plus élevée que celle des phyllodes matures (pl. 4-27, fig. 3B).

- Teneur en azote foliaire

De manière similaire aux teneurs en chlorophylle totale, les valeurs élevées en azote foliaire caractérisent le groupe I qui regroupe les phyllodes des arbres âgés de 2-3 ans en position haute dans la couronne (pl. 4-22, fig. 1 et pl. 4-26, fig. 1, 2).

La teneur en azote foliaire est similaire pour les phyllodes jeunes du sommet et de la base de la couronne pour les arbres de 1 an (pl. 4-27, fig. 4A). Les phyllodes au sommet de la couronne ont une teneur en azote foliaire significativement supérieure aux phyllodes situés dans la partie basale de la couronne avec respectivement $2.50 \pm 0.15 \text{ g/m}^2$ et $1.90 \pm 0.22 \text{ g/m}^2$ pour les arbres de 3 ans. Le profil de la teneur en azote foliaire selon l'âge du phyllode est similaire pour les branches du sommet et de la base de la couronne. Les jeunes feuilles ont tendance à avoir une teneur en azote foliaire supérieure à celle des phyllodes matures et vieux (pl. 4-27, fig. 4B). Pour les branches situées à la base de la couronne, la teneur en azote foliaire a tendance à être plus faible pour les jeunes phyllodes.

Fig. 1



- I :** - Arbres de 1 an, sommet de la couronne, feuilles jeunes et matures.
 - Arbres de 2 ans, sommet et milieu de la couronne, feuilles jeunes, matures.
- II :** - Arbres de 1 an, base de la couronne, feuilles jeunes et matures.
 - Arbres de 2 ans, base de la couronne, feuilles matures.
- III :** - Arbres de 1 an, sommet de la couronne, vieilles feuilles.
 - Arbres de 2 ans, sommet de la couronne, vieilles feuilles.
- IV :** - Arbres de 2 ans, milieu de la couronne, vieilles feuilles.
 - Arbres de 3 ans, milieu et base de la couronne, vieilles feuilles.
- V :** - Arbres de 2 ans, sommet de la couronne, feuilles matures.
 - Arbres de 3 ans, sommet de la couronne, jeunes, matures et vieilles feuilles.
- VI :** - Arbres de 3 ans, milieu et base de la couronne, feuilles jeunes et matures.

Fig. 2

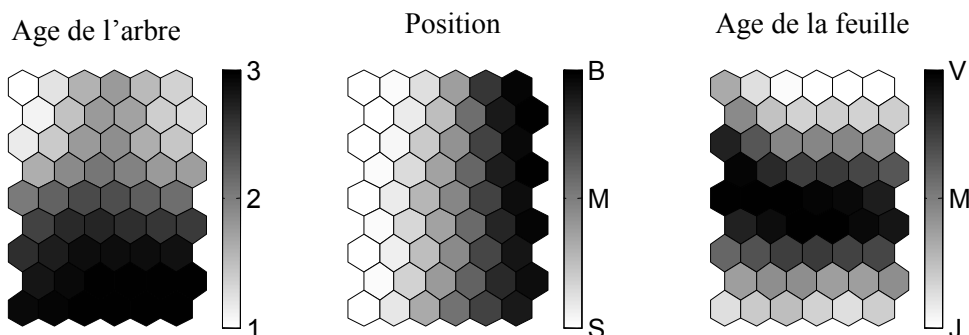


Fig. 3

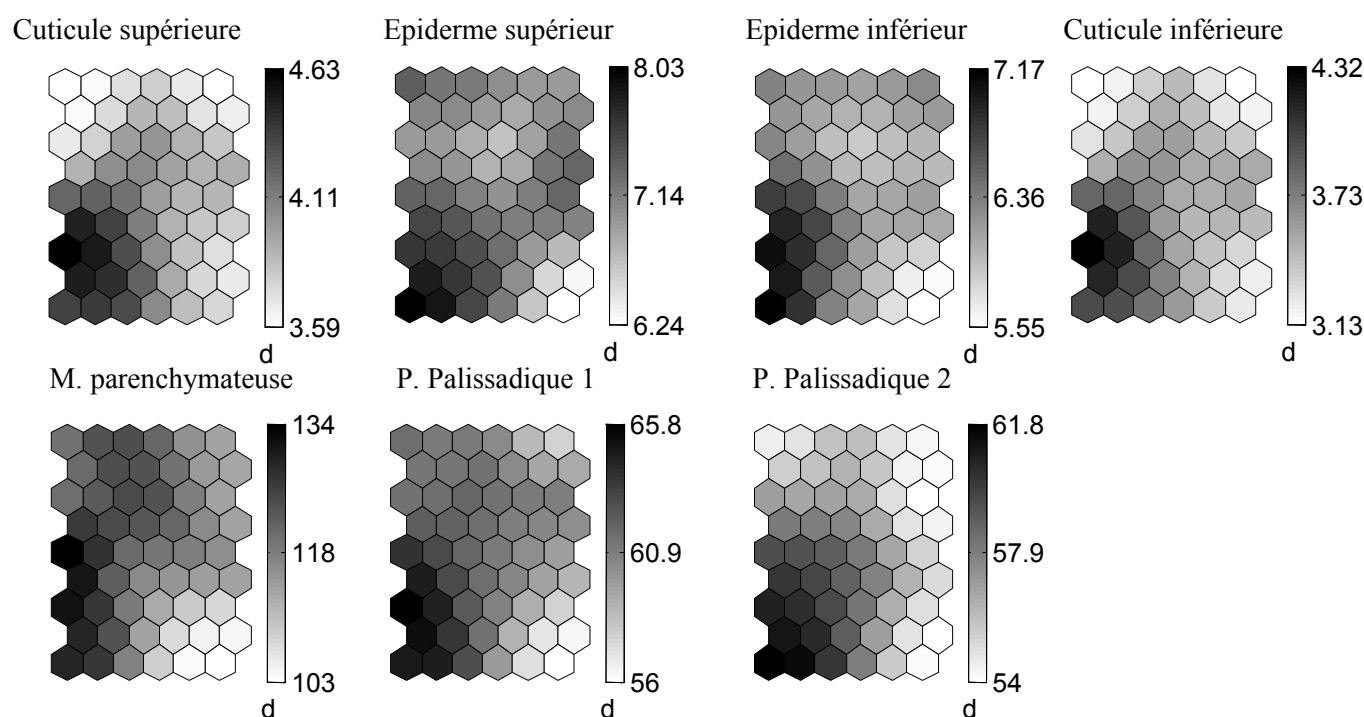


Planche 4-28 : Variations de l'anatomie des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1: Distribution des échantillons foliaires sur la carte de Kohonen par la méthode des réseaux de neurones. Les échantillons ont été regroupés en 5 groupes selon la distribution euclidienne. Ces 5 groupes ont été déterminés à partir des 3 variables qualitatives et des caractéristiques anatomiques.

Figure 2 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge du phyllode (Jeune, Mature et Vieux).

Figure 3: Cartographies des gradient pour l'épaisseur de la cuticule adaxiale et abaxiale, l'épiderme adaxial et abaxial, le parenchyme palissadique 1 et 2 et la moelle parenchymateuse.

6.1.4 Anatomie foliaire

Les cartes de Kohonen concernant l'épaisseur de la cuticule, de l'épiderme et du parenchyme palissadique adaxiale et abaxiale ainsi que l'épaisseur de la moelle parenchymateuse ont sensiblement le même profil avec les valeurs les plus élevées situées dans le coin en bas à gauche (pl. 4-28, fig. 3). Ces valeurs élevées correspondent principalement au groupe V (pl. 4-28, fig. 1) qui rassemble les phyllodes matures des arbres âgés de 2-3 ans situés au sommet de la couronne.

- Cuticule adaxiale et abaxiale

Quelque soit la position du jeune phyllode dans la couronne, l'épaisseur de la cuticule augmente en fonction de l'âge de l'arbre (pl. 4-29, fig. 1A). Cette augmentation est en moyenne plus forte pour les phyllodes situés dans la partie haute de la couronne par rapport à ceux de la partie basale. Ainsi, les phyllodes situés au sommet des arbres âgés de 1 an ont une cuticule adaxiale de $3.41 \pm 0.18 \mu\text{m}$ d'épaisseur tandis qu'elle atteint $4.22 \pm 0.39 \mu\text{m}$ d'épaisseur pour ceux situés sur les arbres âgés de 3 ans. Les jeunes phyllodes ont tendance à avoir une épaisseur de leur cuticule adaxiale inférieure aux phyllodes matures pour chaque position dans la couronne (pl. 4-29, fig. 1B).

- Epiderme adaxial et abaxial

Contrairement à la cuticule adaxiale, l'épaisseur de l'épiderme adaxial augmente avec l'âge de l'arbre uniquement pour les jeunes phyllodes situés au sommet de la couronne (pl. 4-29, fig. 2A). Ainsi, pour les arbres âgés de 3 ans, l'épaisseur de l'épiderme des phyllodes du sommet de la couronne est de $8.18 \pm 0.38 \mu\text{m}$ et celle des phyllodes de la base de la couronne est de $6.14 \pm 0.90 \mu\text{m}$ en moyenne. L'épaisseur de l'épiderme présente un profil similaire pour les phyllodes situés dans la partie haute et médiane de la couronne où les jeunes phyllodes ont tendance à avoir un épiderme plus épais que celui des phyllodes matures (pl. 4-29, fig. 2B). Dans la partie basale de la couronne, ce sont les jeunes phyllodes qui ont tendance à avoir un épiderme plus fin que celui des vieux phyllodes.

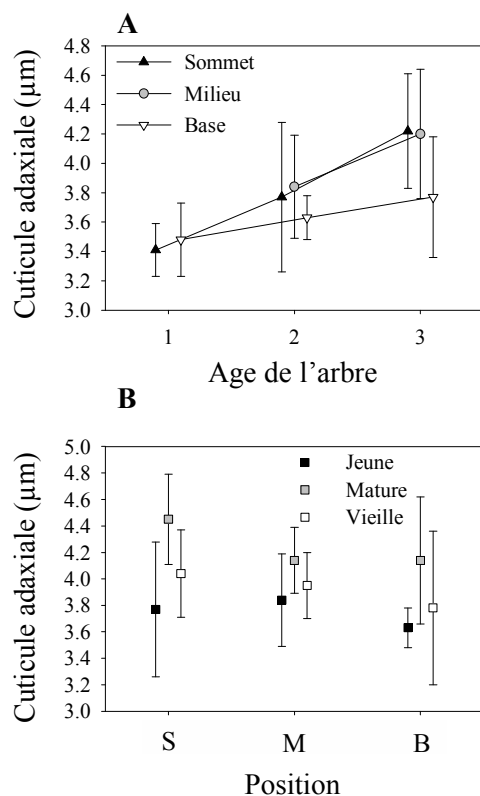
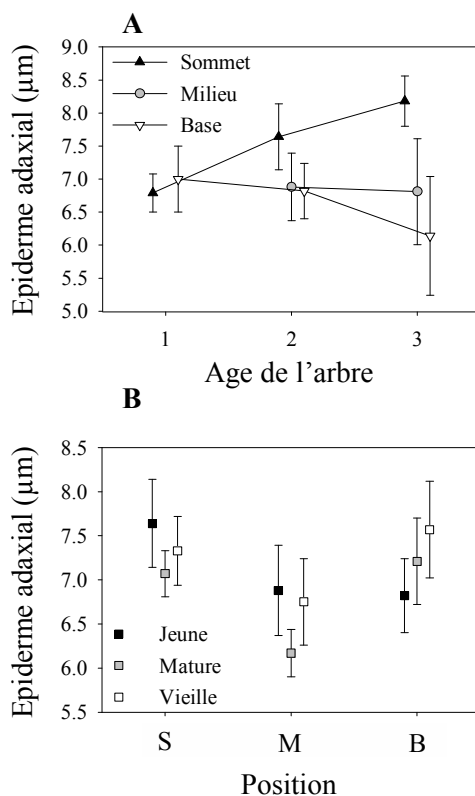
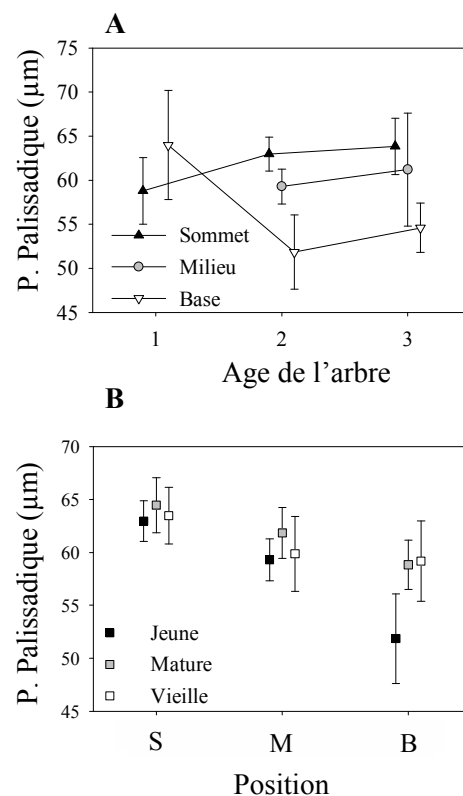
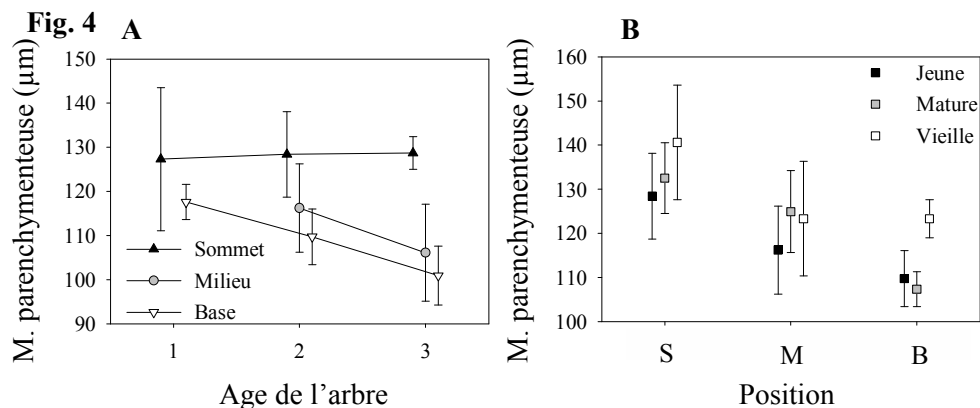
Fig. 1**Fig. 2****Fig. 3****Fig. 4**

Planche 4-29 : Variations de l'anatomie des phyllodes chez *Acacia mangium*.

Figure 1: Epaisseur de la cuticule adaxiale selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommets, milieu et base de la couronne) et (B) la position dans la couronne (S=sommets, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 2: Epaisseur de l'épiderme adaxial selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommets, milieu et base de la couronne) pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne (S=sommets, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 3: Epaisseur du parenchyme palissadique 1 selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommets, milieu et base de la couronne) pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne (S=sommets, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

Figure 4: Epaisseur de la moelle parenchymateuse selon (A) l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans) et la position dans la couronne (sommets, milieu et base de la couronne) pour les jeunes feuilles et (B) la position dans la couronne (S=sommets, M=milieu, B=base) et l'âge des organes foliaires (jeune feuille, feuille mature et vieille feuille) chez les arbres âgés de 2 ans.

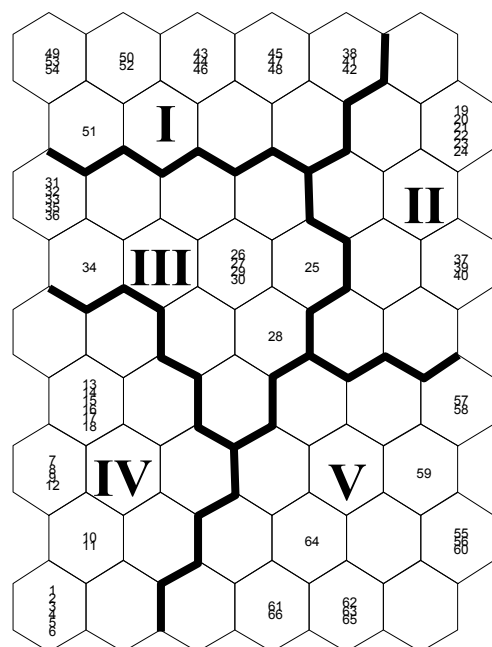
- Parenchyme palissadique 1 et 2

Les phyllodes situés au sommet des arbres âgés de 2 et 3 ans ont un parenchyme palissadique significativement plus épais que celui des phyllodes situés dans la partie basale de la couronne (pl. 4-29, fig. 3A). Par contre aucune différence n'apparaît entre ces 2 âges pour chacune des positions des phyllodes dans la couronne. Les phyllodes du sommet des arbres âgés de 3 ans ont un parenchyme palissadique de $63.84 \pm 3.25 \mu\text{m}$ d'épaisseur alors que celui des phyllodes de la base de la couronne a une épaisseur moyenne de $54.60 \pm 2.86 \mu\text{m}$. Aucune différence significative n'apparaît concernant les variations de l'épaisseur du parenchyme palissadique en fonction de l'âge des phyllodes pour les branches situées au sommet et au milieu de la couronne (pl. 4-29, fig. 3B). Concernant les branches basales, les jeunes phyllodes ont tendance à avoir un parenchyme palissadique plus fin que les phyllodes matures et vieux.

- Moelle parenchymateuse

Aucune variation de la moelle parenchymateuse n'apparaît pour les jeunes phyllodes du sommet des arbres en fonction de l'âge de ces derniers (pl. 4-29, fig. 4A). Par contre, les jeunes phyllodes situés dans la partie médiane et basale de la couronne tendent vers une diminution de l'épaisseur de la moelle parenchymateuse en fonction de l'âge des arbres. Ainsi, les arbres âgés de 3 ans sont caractérisés par des phyllodes ayant une épaisseur de la moelle parenchymateuse significativement plus élevée pour le sommet de la couronne ($128.7 \pm 3.74 \mu\text{m}$) en comparaison à la partie basale ($100.9 \pm 6.73 \mu\text{m}$). Pour chacune des 3 positions dans la couronne, l'épaisseur de la moelle parenchymateuse a tendance à être plus faible pour les jeunes phyllodes en comparaison des plus vieux (pl. 4-29, fig. 4B).

Fig. 1



I : - Arbres de 3 ans, tronc, feuilles jeunes, matures et vieilles.

II : - Arbres de 2 ans, tronc, jeunes feuilles.
- Arbres de 3 ans, tronc, jeunes feuilles.

III : - Arbres de 2 an, tronc, feuilles matures et vieilles.

IV : - Arbres de 1 an, tronc, jeunes , matures et vieilles feuilles.

V : - Arbres de 3 ans, branches, feuilles jeunes et matures.

Fig. 2

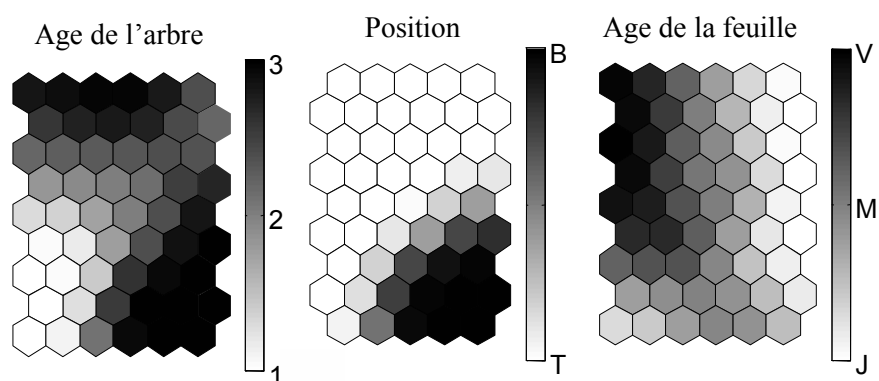


Fig. 3

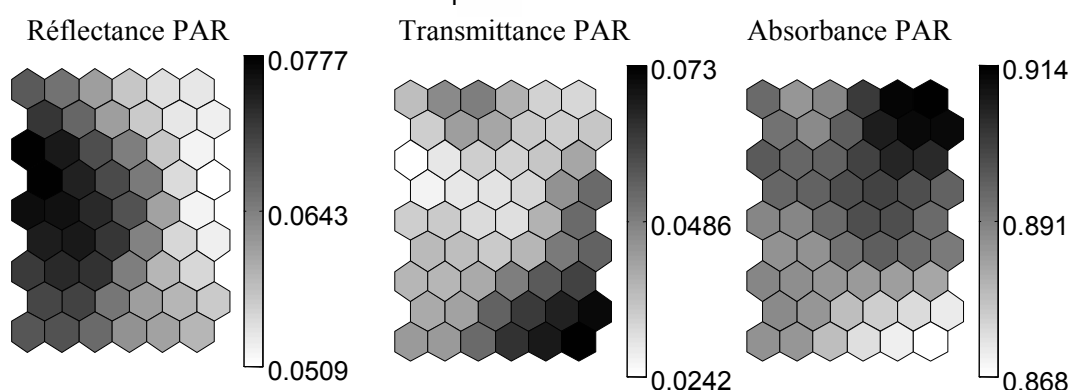


Fig. 4

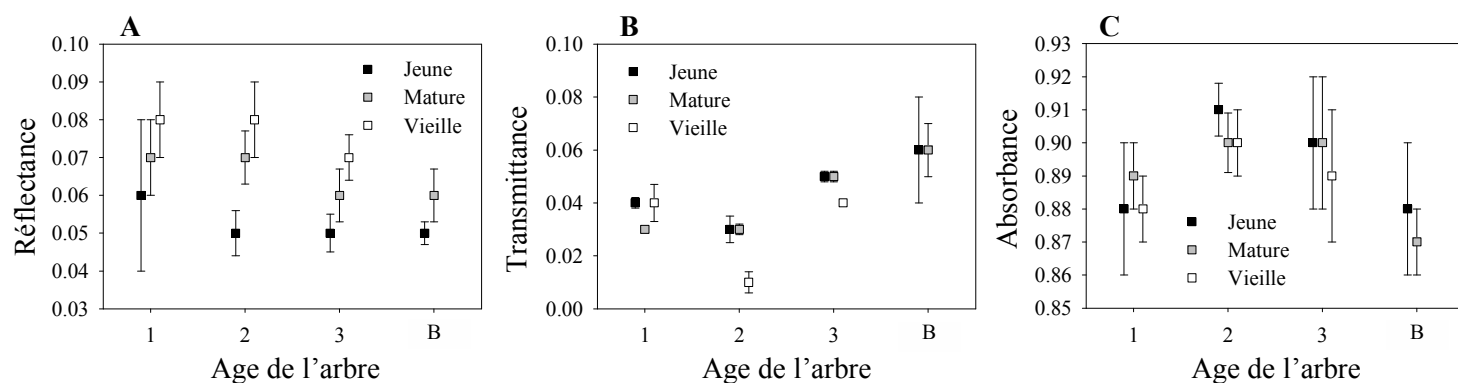


Planche 4-30 : Variations des propriétés optiques des feuilles chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Distribution des échantillons foliaires sur la carte de Kohonen par la méthode des réseaux de neurones. Les échantillons ont été regroupés en 5 groupes selon la distribution euclidienne. Ces 5 groupes ont été déterminés à partir des 3 variables qualitatives et des variables quantitatives suivante: propriétés optiques, morphologie foliaire et biochimie de la feuille.

Figure 2 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (tronc, branche) et l'âge de la feuille (Jeune, Mature et Vieille).

Figure 3 : Cartographies des gradients des valeurs pour la réflectance, la transmittance et l'absorbance dans le PAR.

Figure 4 : Propriétés optiques des feuilles selon l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans), l'âge des feuilles (jeunes, matures et vieilles) et la position (tronc et branche :B) pour (A) la réflectance, (B) la transmittance et (C) l'absorbance.

6.2 *Tectona grandis*

6.2.1 Propriétés optiques des feuilles

- Réflectance dans le PAR

Les valeurs élevées de réflectance sont situées dans la partie gauche de la carte de Kohonen (pl. 4-30, fig. 1, 3) caractérisant les feuilles matures et vieilles situées sur l'axe principal des arbres âgés de 1 et 2 ans (pl. 4-30, fig. 2). Quelque soit l'âge des arbres, les jeunes feuilles réfléchissent moins la lumière par rapport aux feuilles matures et vieilles (pl. 4-30, fig. 4A). Pour chacun des 3 âges de feuilles, le taux de réflectance a tendance à diminuer avec l'âge des arbres.

- Transmittance dans le PAR

Ce sont les cellules du coin bas à droite qui ont des valeurs de transmittance élevées (pl. 4-30, fig. 3) correspondant aux feuilles des branches (pl. 4-30, fig. 1). Les feuilles jeunes et matures situées sur les branches des arbres âgés de 3 ans transmettent en moyenne 6 ± 0.2 % de la lumière dans le domaine du PAR. Au niveau de l'axe principal, les valeurs de transmittance ne présentent pas de profil particulier aussi bien en fonction de l'âge de la feuille qu'en fonction de l'âge de l'arbre (pl. 4-30, fig. 4B). Les feuilles des arbres âgés de 2 ans transmettent moins de lumière que les feuilles des arbres âgés de 1 et 3 ans.

- Absorbance dans le PAR

Le groupe II et une partie du groupe I, qui caractérisent les jeunes feuilles des axes principaux des arbres âgés de 2-3 ans, ont des valeurs d'absorbance élevées (pl. 4-30, fig. 3). Les feuilles des branches quant à elles ont un taux d'absorbance plus faible. Aucun profil ne se dégage concernant le taux d'absorbance en fonction de l'âge de la feuille pour les 3 âges des arbres étudiés (pl. 4-30, fig. 4C). Sans toutefois présenter de différence significative, les feuilles des arbres de 1 an ont tendance à absorber moins de lumière en comparaison à celles des arbres âgés de 2 et 3 ans.

Fig. 1

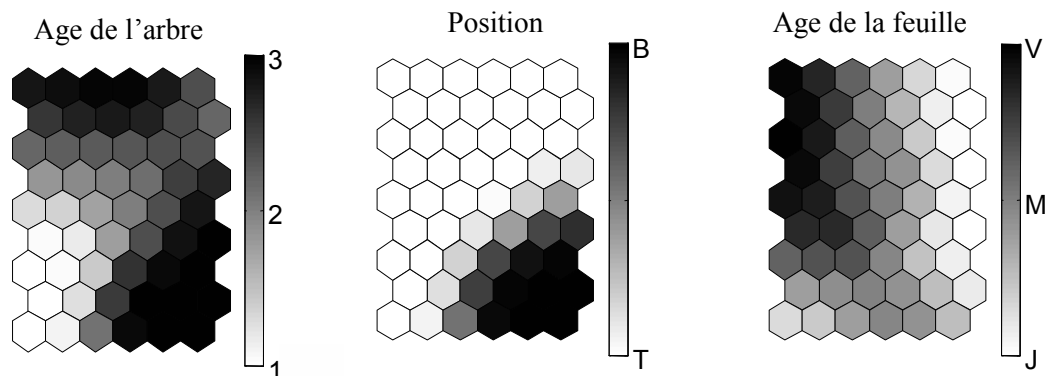


Fig. 2

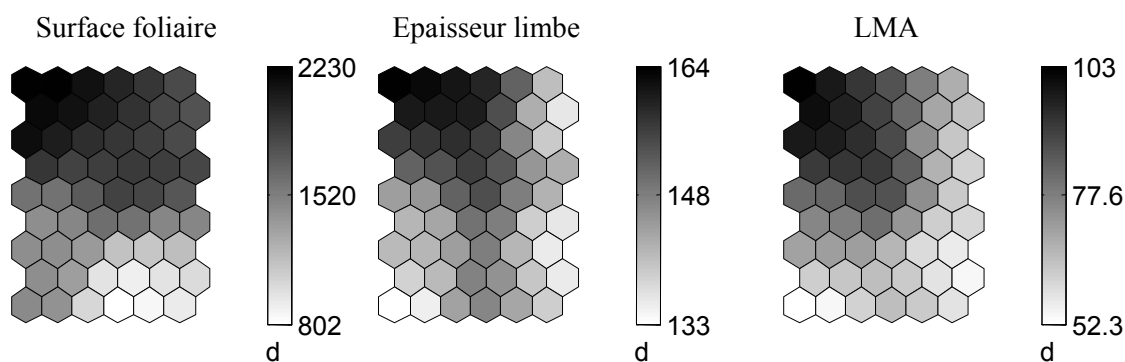


Fig. 3

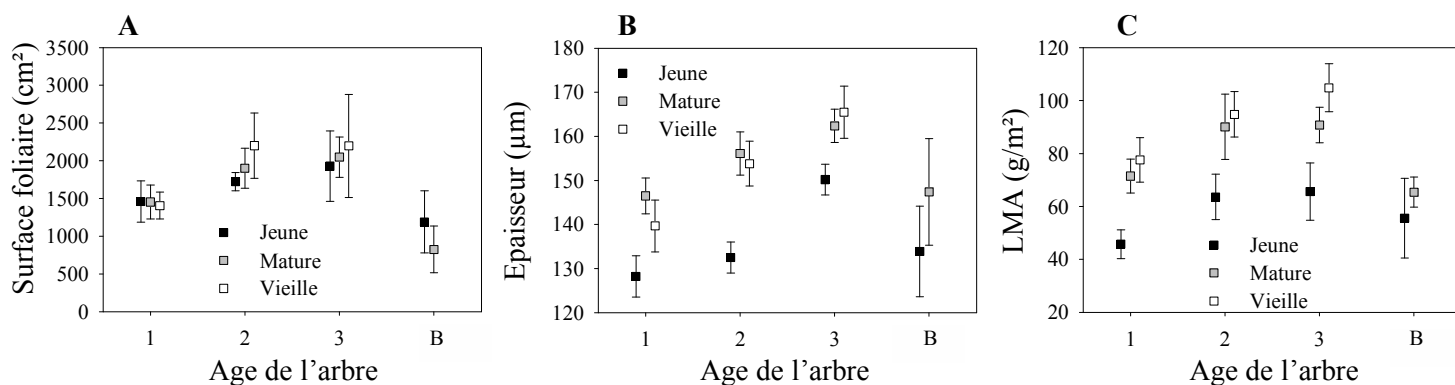


Planche 4-31 : Variations de la morphologie des feuilles chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (tronc, branche) et l'âge des feuilles (Jeune, Mature et Vieilles).

Figure 2 : Cartographies des gradients pour la surface foliaire, l'épaisseur du limbe et le LMA.

Figure 3 : Variation de (A) la surface foliaire, (B) l'épaisseur du limbe et (C) de LMA selon l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans), l'âge des feuilles (jeunes, matures et vieilles) et la position (tronc et branche : B).

6.2.2 Morphologie foliaire

- Surface foliaire

La carte de Kohonen montre une opposition nette entre les vieilles feuilles du tronc qui ont une surface foliaire supérieure en comparaison aux feuilles des branches des arbres âgés de 3 ans (pl. 4-31, fig. 1, 2). La surface foliaire des feuilles jeunes, matures et vieilles des arbres âgés de 1 an ne présentent aucune différence significative entre-elles avec respectivement $1461 \pm 273.1 \text{ cm}^2$, $1455.2 \pm 224.9 \text{ cm}^2$ et $1405.2 \pm 177.8 \text{ cm}^2$ (pl. 4-31, fig. 3A). Chez les arbres âgés de 2 et 3 ans, le même profil se dégage avec toutefois les jeunes feuilles qui ont tendance à avoir une surface foliaire plus petite que celle des feuilles matures et vieilles. La surface foliaire pour chacun des 3 âges de feuilles a tendance à augmenter en fonction de l'âge de l'arbre.

- Epaisseur du limbe

La carte de Kohonen concernant l'épaisseur du limbe permet d'identifier les limbes les plus épais pour les feuilles matures et vieilles du tronc des arbres âgés de 3 ans en comparaison aux arbres âgés de 1 an et aux branches des arbres de 3 ans (pl. 4-31, fig. 2). Les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans ont le même profil d'épaisseur du limbe en fonction de l'âge de la feuille (pl. 4-31, fig. 3B). L'épaisseur du limbe des jeunes feuilles est significativement plus petite que celle des feuilles matures et vieilles. De plus, l'épaisseur du limbe pour chacun des 3 âges de feuilles a tendance à augmenter en fonction de l'âge de l'arbre.

- Masse surfacique foliaire (LMA)

La carte de Kohonen indique des valeurs élevées de LMA pour les feuilles matures et vieilles du tronc des arbres âgés de 3 ans en comparaison aux feuilles des arbres de 1 an et aux branches des arbres de 3 ans (pl. 4-31, fig. 2).

Le profil du LMA en fonction de l'âge de la feuille est similaire à celui observé pour l'épaisseur du limbe (pl. 4-31, fig. 3C). Les jeunes feuilles des arbres âgés de 2 ans par exemple, sont caractérisées par un LMA de $63.6 \pm 8.6 \text{ g/m}^2$ qui est significativement différent de celui des feuilles matures et vieilles avec respectivement $90.1 \pm 12.4 \text{ g/m}^2$ et $94.8 \pm 8.6 \text{ g/m}^2$. Le LMA a tendance à augmenter en fonction de l'âge des arbres pour chacune des feuilles.

Fig. 1

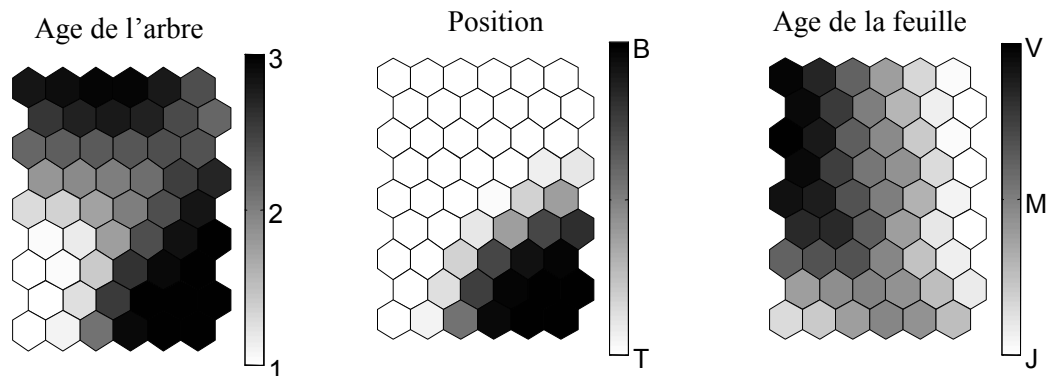


Fig. 2

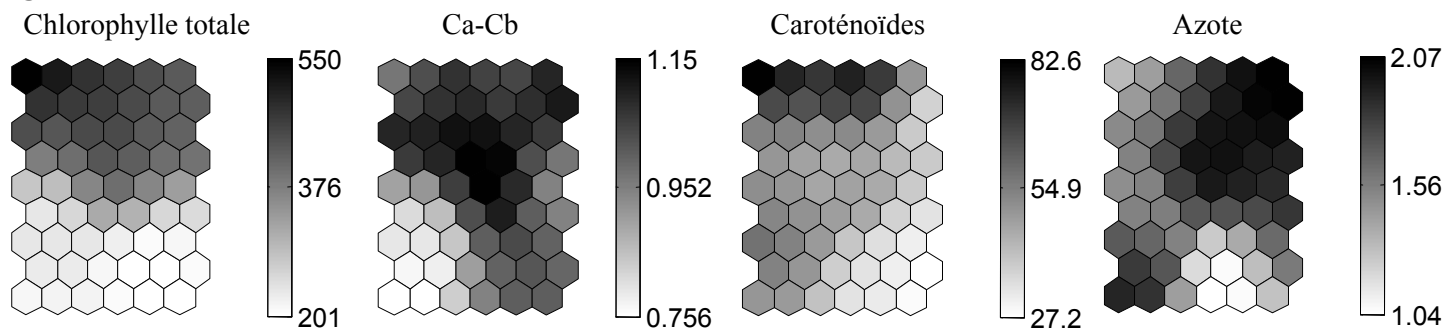


Fig.3

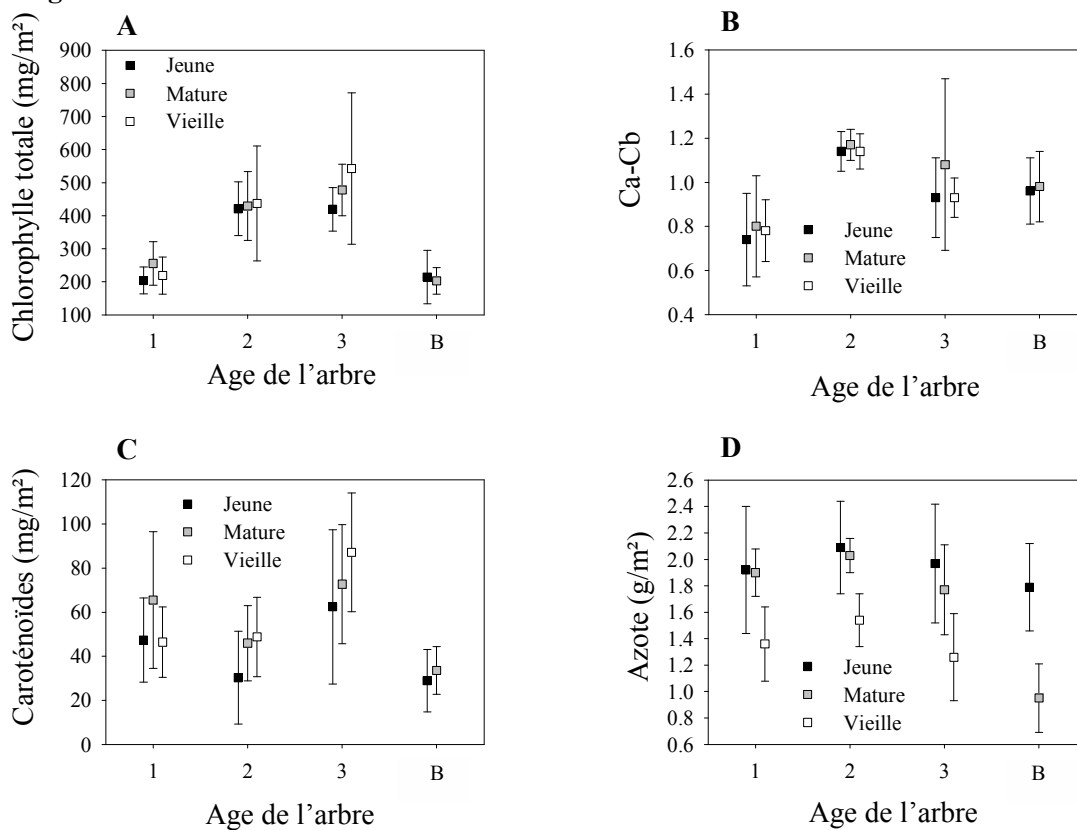


Planche 4-32 : Variations de la biochimie des feuilles chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge des feuilles (Jeune, Mature et Vieilles).

Figure 2 : Cartographies des gradient pour la teneur en chlorophylle totale, le rapport Ca-Cb, la teneur en caroténoïdes et en azote foliaire.

Figure 3 : Variation de la teneur en (A) chlorophylle totale , (B) rapport Ca-Cb, (C) teneur en caroténoïdes et (D) teneur en azote foliaire selon l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans), l'âge des feuilles (jeunes, matures et vieilles) et la position (tronc et branche : B).

6.2.3 Biochimie des feuilles

- Teneur en chlorophylles

La carte de Kohonen localise les valeurs les plus élevées en chlorophylle totale pour les vieilles feuilles du tronc des arbres âgés de 3 ans et les plus faibles pour les feuilles des arbres de 1 an et les feuilles des branches des arbres âgés de 3 ans (pl. 4-32, fig. 1, 2). Les arbres âgés de 1 et 2 ans ont des teneurs en chlorophylle totale similaire quelque soit l'âge des feuilles (pl. 4-32, fig. 3A). Sur les arbres âgés de 3 ans, un gradient croissant des teneurs moyennes en chlorophylle totale apparaît depuis les jeunes feuilles jusqu'aux plus vieilles. La teneur en chlorophylle totale significativement plus faible chez les arbres âgés de 1 an augmente chez les arbres âgés de 2 ans puis se stabilise chez les arbres âgés de 3 ans. Ainsi, les jeunes feuilles sont caractérisées par une teneur en chlorophylle totale significativement plus faible avec en moyenne $203.7 \pm 40.5 \text{ mg/m}^2$ comparé à celle des feuilles matures et vieilles avec respectivement $420.9 \pm 81.3 \text{ mg/m}^2$ et $419.1 \pm 65.5 \text{ mg/m}^2$.

Les teneurs en chlorophylle a et en chlorophylle b présentent le même profil que celui de la chlorophylle totale.

- Rapport chlorophylle a sur chlorophylle b

Les feuilles des arbres de 1 an, localisées dans de la partie centrale et supérieure de la carte de Kohonen ont un rapport Ca/Cb inférieur à celui des feuilles des arbres âgés de 2-3 ans (pl. 4-32, fig. 2). Le rapport Ca/Cb est similaire quelque soit l'âge des feuilles pour les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans. Les feuilles des arbres âgés de 2 ans ont un rapport Ca/Cb plus élevé par rapport aux feuilles des arbres âgés de 1 et 3 ans (pl. 4-32, fig. 3B).

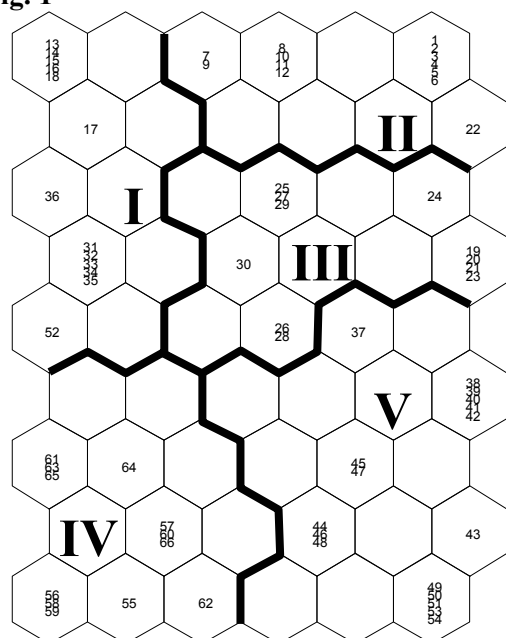
- Teneur en caroténoïdes

La carte de Kohonen permet d'opposer les feuilles de l'axe principal des arbres de 3 ans avec des valeurs élevées en caroténoïdes des feuilles des branches des arbres âgés de 3 ans avec les valeurs les plus faibles (pl. 4-32, fig. 2). Les feuilles jeunes, matures et vieilles sont caractérisées par des teneurs en caroténoïdes similaires quelque soit l'âge de l'arbre (pl. 4-32, fig. 3C). Les feuilles des arbres âgés de 3 ans ont tendance à avoir des teneurs en caroténoïdes supérieures par rapport à celles des arbres âgés de 1 et 2 ans. Les plus fortes variations apparaissent entre le tronc et les branches des arbres âgés de 3 ans. Les jeunes feuilles du tronc sont constituées de $62.4 \pm 35.3 \text{ mg/m}^2$ de caroténoïdes tandis que les jeunes feuilles situées sur les branches en contiennent significativement moins avec $28.4 \pm 14.1 \text{ mg/m}^2$ en moyenne.

- Teneur en azote foliaire

La carte de Kohonen indique que les feuilles des branches et les vieilles feuilles du tronc des
Les vieilles feuilles du tronc ont tendance à avoir une teneur en azote foliaire inférieure par
rapport aux feuilles matures et vieilles pour les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans (pl. 4-32, fig. 3D).
La teneur en azote foliaire est de 1.54 ± 0.20 g/m² pour les vieilles feuilles tandis qu'elle est
de 2.09 ± 0.35 g/m² et de 2.3 ± 0.13 g/m² respectivement pour les feuilles matures et vieilles.
Aucune différence n'apparaît en fonction de l'âge de l'arbre.

Fig. 1



- I** : - Arbres de 1 an, tronc, vieilles feuilles.
 - Arbres de 2 ans, tronc, vieilles feuilles.
- II** : - Arbres de 1 an, tronc, feuilles jeunes et matures
- III** : - Arbres de 2 ans, tronc, feuilles jeunes et matures.
- IV** : - Arbres de 3 ans, branches, jeunes, matures et vieilles feuilles.
- V** : - Arbres de 3 ans, tronc, feuilles jeunes, matures et vieilles.

Fig. 2

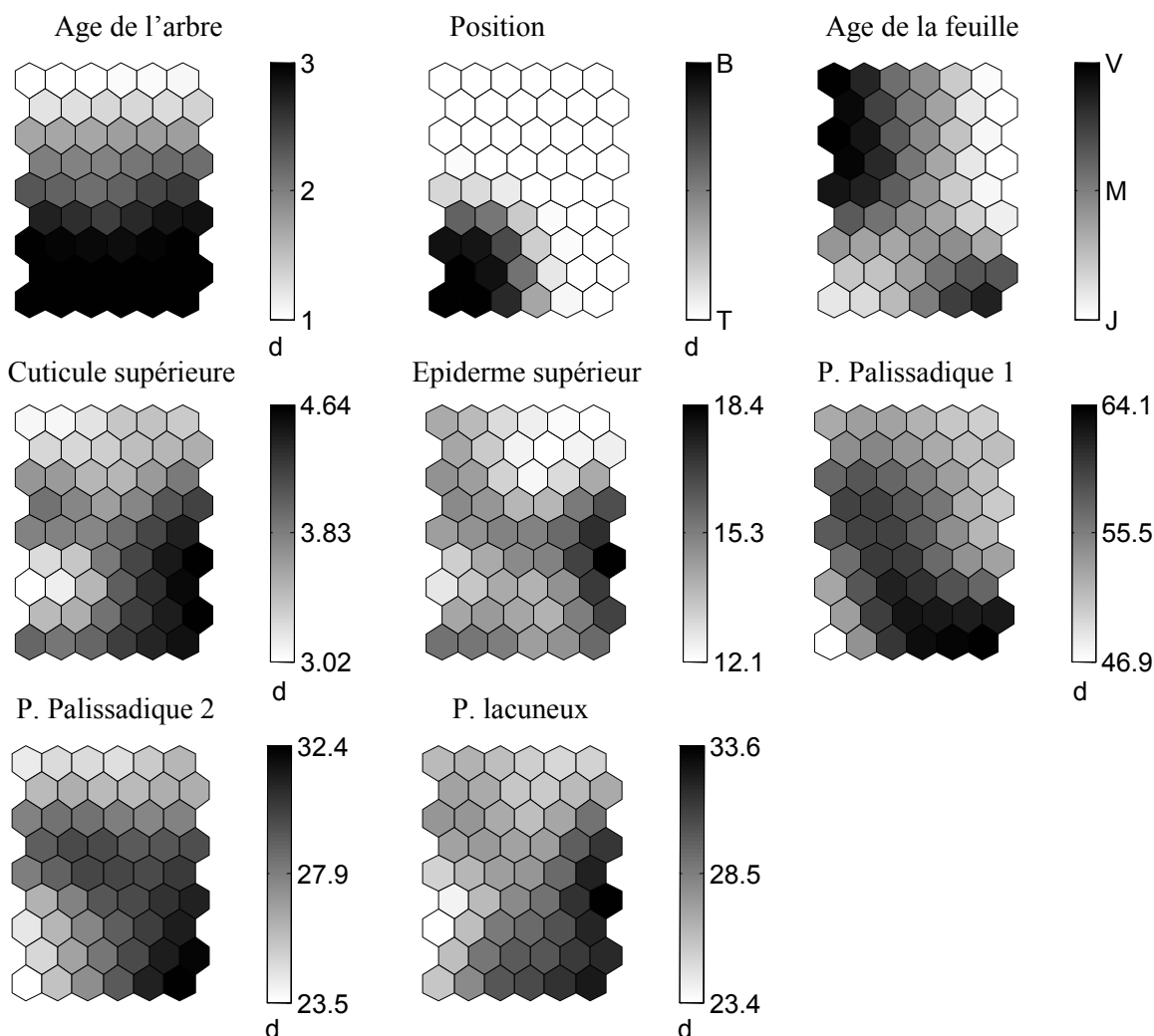


Fig. 3

Planche 4-33 : Variations de l'anatomie des feuilles chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Distribution des échantillons foliaires sur la carte de Kohonen par la méthode des réseaux de neurones. Les échantillons ont été regroupés en 5 groupes selon la distribution euclidienne. Ces 5 groupes ont été déterminés à partir des 3 variables qualitatives et des caractéristiques anatomiques.

Figure 2 : Cartographies des gradients selon l'âge de l'arbre, la position dans la couronne (tronc et branche) et l'âge des feuilles (Jeune, Mature et Vieilles).

Figure 3 : Cartographies des gradients pour l'épaisseur de la cuticule adaxiale, l'épiderme adaxial, la cuticule+épiderme abaxial, le parenchyme palissadique 1 et 2 et le parenchyme lacuneux.

6.2.4 Anatomie foliaire

- *Cuticule adaxiale*

La carte de Kohonen indique que les feuilles du tronc des arbres âgés de 3 ans ont une épaisseur de cuticule supérieure comparée aux feuilles des arbres âgés de 1 an et aux feuilles des branches des arbres âgés de 3 ans (pl. 4-33, fig. 1, 2, 3). L'épaisseur de la cuticule est similaire quelque soit l'âge des feuilles, pour les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans (pl. 4-34, fig. 1A). Elle a tendance à augmenter pour chacun des 3 âges de feuilles en fonction de l'âge de l'arbre. Par exemple, les jeunes feuilles des arbres âgés de 1, 2 et 3 ans ont respectivement une épaisseur moyenne de $3.28 \pm 0.43 \mu\text{m}^2$, $4.07 \pm 0.28 \mu\text{m}^2$ et de $4.66 \pm 0.53 \mu\text{m}^2$.

- *Epiderme adaxial*

La carte de Kohonen ne permet pas de distinguer des gradients nets concernant l'épaisseur de l'épiderme adaxial (pl. 4-33, fig. 3). Toutefois, la cellule noire, où l'épaisseur est la plus élevée correspond aux échantillons des jeunes feuilles du tronc des arbres âgés de 3 ans. Les cellules blanches correspondant quant à elles aux jeunes feuilles des arbres âgés de 1 an. L'épaisseur de l'épiderme des jeunes feuilles a tendance à augmenter avec l'âge de l'arbre avec $12.27 \pm 1.82 \mu\text{m}^2$, $15.13 \pm 3.69 \mu\text{m}^2$ et $18.34 \pm 3.09 \mu\text{m}^2$ respectivement pour les feuilles des arbres âgés de 1, 2 et 3 ans tandis que celle des feuilles matures et vieilles est stable (pl. 4-34, fig. 1B).

- *Parenchymes palissadiques 1 et 2*

D'après les cartes de Kohonen, les parenchymes palissadiques 1 et 2 présentent des valeurs élevées de l'épaisseur pour les feuilles du tronc des arbres de 3 ans (pl. 4-33, fig. 3). Les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans ont le même profil concernant l'épaisseur du parenchyme palissadique 1 en fonction de l'âge de la feuille (pl. 4-34, fig. 1C). Celui-ci a tendance à être plus fin pour les jeunes feuilles en comparaison aux feuilles matures et vieilles. Pour les arbres âgés de 2 ans, les jeunes feuilles sont caractérisées par une épaisseur moyenne de $51.34 \pm 7.85 \mu\text{m}^2$ tandis que les feuilles matures et vieilles ont une épaisseur moyenne respectivement de $58.01 \pm 4.27 \mu\text{m}^2$ et de $60.30 \pm 8.44 \mu\text{m}^2$. En revanche, le parenchyme palissadique 2 ne souligne aucun profil particulier selon l'âge des feuilles. De manière générale, le parenchyme palissadique 1 et 2 a tendance à être plus épais avec l'âge de l'arbre.

Fig. 1

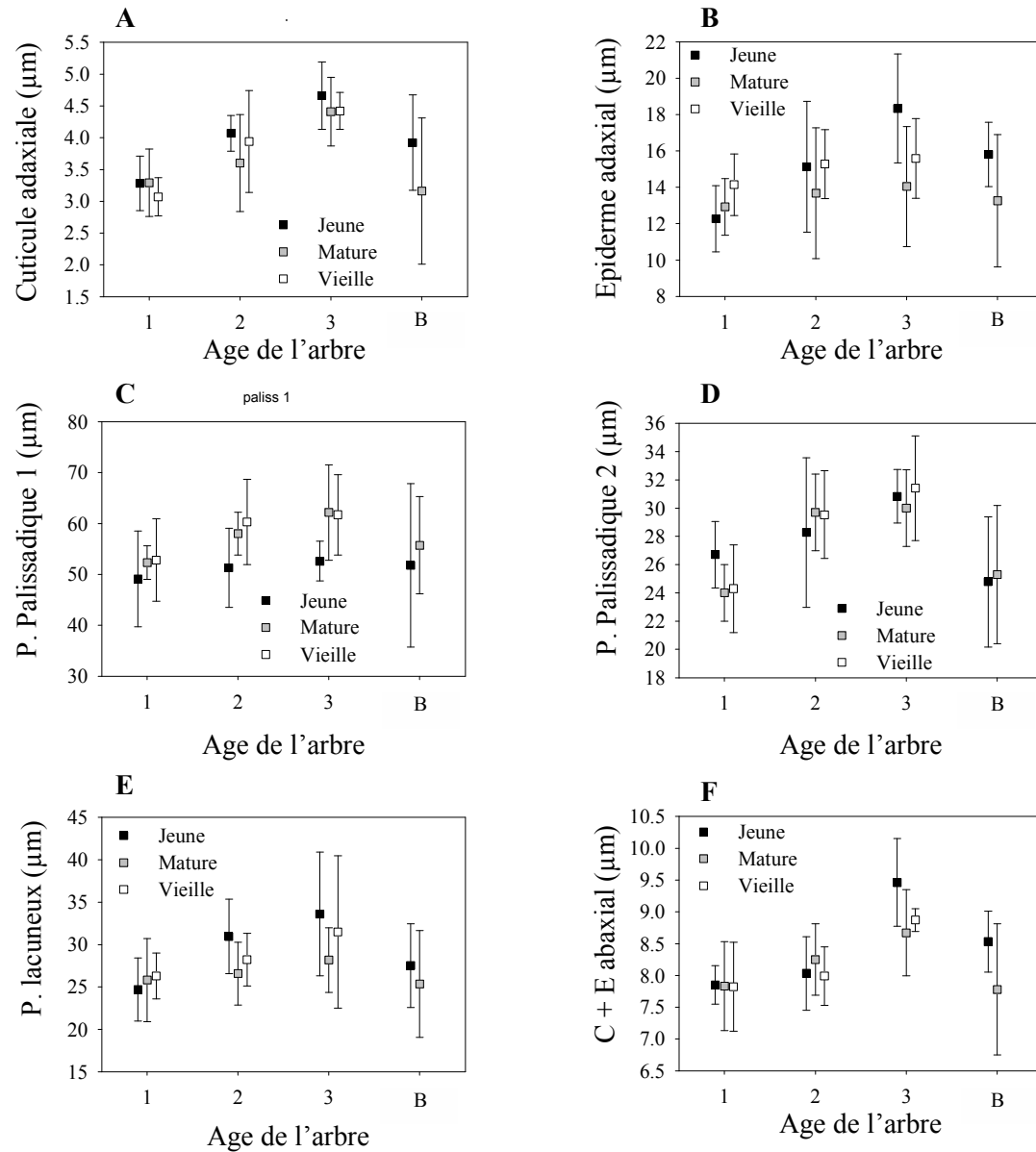


Planche 4-34 : Variations de l'anatomie des feuilles chez *Tectona grandis*.

Figure 1: Variation de l'épaisseur de (A) la cuticule adaxiale, (B) l'épiderme adaxial, (C) la cuticule et l'épiderme abaxial, (D) le p. palissadique 1, (E) le parenchyme palissadique 2 et (F) le parenchyme lacuneux selon l'âge des arbres (1, 2 et 3 ans), l'âge des feuilles (jeunes, matures et vieilles) et la position (tronc et branche : B).

- Parenchyme lacuneux

Les plus fortes valeurs de l'épaisseur du parenchyme lacuneux apparaissent pour les feuilles des troncs des arbres âgés de 3 ans alors que les feuilles des branches de ces mêmes arbres ont les épaisseurs les plus faibles (pl. 4-33, fig. 3). L'épaisseur du parenchyme lacuneux des jeunes feuilles a tendance à augmenter avec l'âge de l'arbre tandis que celle des feuilles matures et vieilles est stable (pl. 4-34, fig. 1E). Ainsi, les jeunes feuilles des arbres âgés de 1, 2 et 3 ans ont une épaisseur moyenne du parenchyme lacuneux respectivement de $24.70 \pm 3.73 \mu\text{m}^2$, $30.95 \pm 4.45 \mu\text{m}^2$ et de $33.59 \pm 7.30 \mu\text{m}^2$. Pour un même âge donné, l'épaisseur du parenchyme lacuneux ne présente pas de différence significative en fonction de l'âge de la feuille.

- Epiderme et la cuticule abaxiale

Pour un même âge donné, l'épaisseur de l'épiderme et de la cuticule abaxiale ne présente pas de différence significative bien que celle des jeunes feuilles des arbres âgés de 3 ans a tendance à avoir une épaisseur plus élevée (pl. 4-34, fig. 1F). Toutefois, elle a tendance à augmenter pour chacun des 3 âges de feuilles en fonction de l'âge de l'arbre. Par exemple, les jeunes feuilles des arbres âgés de 1, 2 et 3 ans ont respectivement une épaisseur moyenne de $7.85 \pm 0.30 \mu\text{m}^2$, $8.03 \pm 0.58 \mu\text{m}^2$ et de $9.46 \pm 0.69 \mu\text{m}^2$.

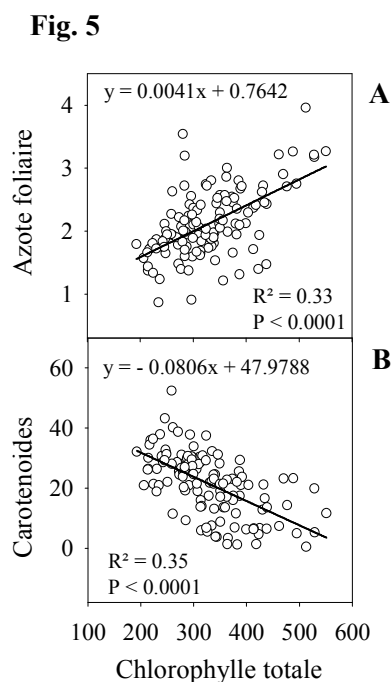
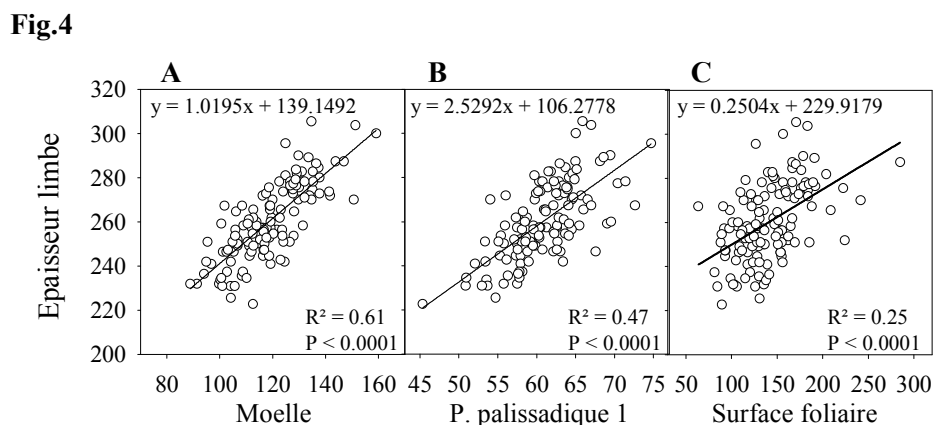
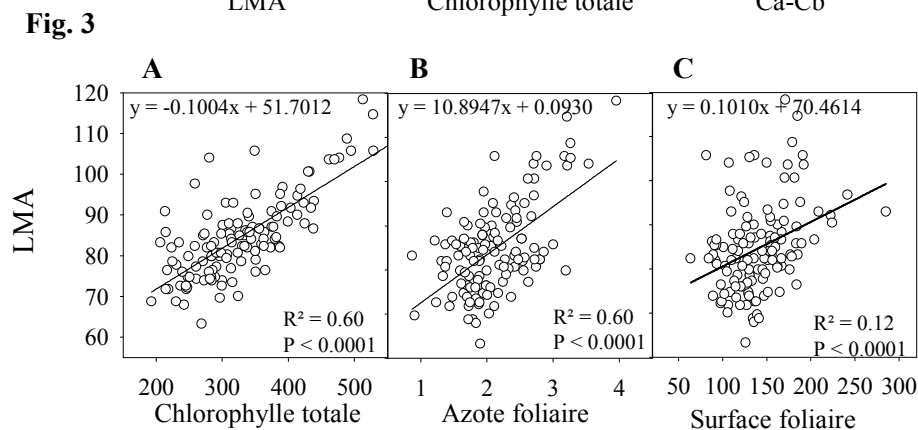
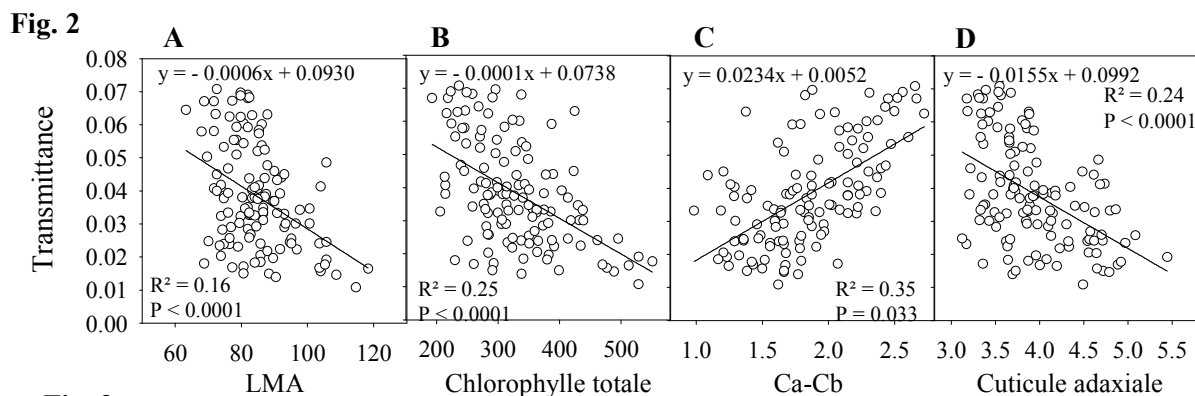
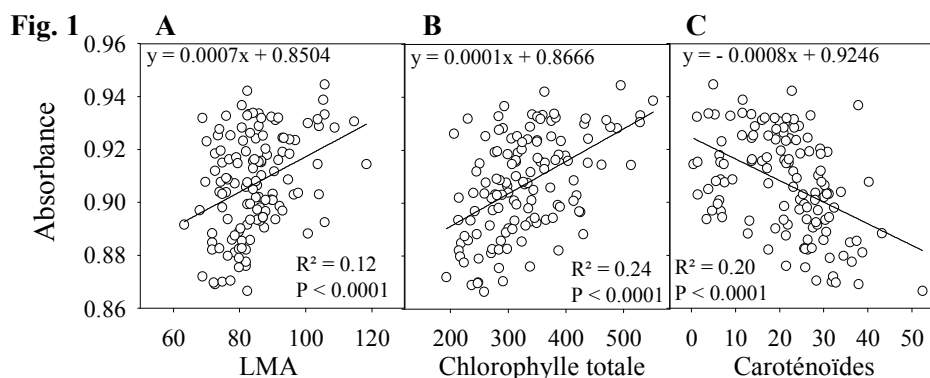


Planche 4-35 : Corrélations entre les différents traits foliaires chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Corrélations linéaires entre l'absorbance du limbe dans le PAR et (A) la masse surfacique foliaire, (B) la teneur en chlorophylle totale et (C) la teneur en caroténoïdes.

Figure 2 : Corrélations linéaires entre la transmittance du limbe dans le PAR et (A) la masse surfacique foliaire, (B) la teneur en chlorophylle totale, (C) le rapport chlorophylle a sur chlorophylle b, et (D) l'épaisseur de la cuticule adaxiale.

Figure 3 : Corrélations linéaires entre la surface massique et (A) la teneur en chlorophylle totale, (B) la teneur en azote foliaire et (C) la surface foliaire.

Figure 4 : Corrélations linéaires entre l'épaisseur du limbe et (A) l'épaisseur de la moelle parenchymateuse, (B) l'épaisseur du parenchyme palissadique 1 et (C) la surface foliaire.

Figure 6 : Corrélations linéaires entre la teneur en chlorophylle totale et (A) la teneur en azote foliaire et (B) la teneur en caroténoïdes.

7 Corrélations entre les différentes variables étudiées

7.1 *Acacia mangium*

L'absorbance de la face A des phyllodes d'*Acacia* montre un léger gradient positif avec la masse surfacique foliaire et les teneurs en chlorophylle totale (pl. 4-35, fig. 1A, B). Plus la masse surfacique foliaire et les teneurs en chlorophylle totale augmentent plus le limbe absorbe la lumière dans le PAR. Par contre les phyllodes absorbent moins de lumière avec l'augmentation des teneurs en caroténoïdes (pl. 4-35, fig. 1C).

La transmittance est corrélée négativement avec le LMA, la teneur en chlorophylle totale et l'épaisseur de la cuticule adaxiale (pl. 4-35, fig. 2A, B, D) tandis que le rapport Ca/Cb est corrélé positivement (pl. 4-35, fig. 2C).

La masse surfacique foliaire est corrélée positivement avec la teneur en chlorophylle totale (pl. 4-35, fig. 3A) et en moindre mesure avec la teneur en azote foliaire (pl. 4-35, fig. 3B) et la surface foliaire (pl. 4-35, fig. 4B).

L'épaisseur du limbe tend à être corrélé positivement avec la surface foliaire (pl. 4-35, fig. 4A), la moelle parenchymateuse et le parenchyme palissadique (pl. 4-35, fig. 5A, B).

Enfin, les teneurs en chlorophylle totale tendent à être corrélées négativement avec les teneurs en caroténoïdes et en azote foliaire (pl. 4-35, fig. 6A, B).

7.2 *Tectona grandis*

Les différentes variables foliaires étudiées chez le Teck ne révèlent pas de relation bien nette entre elles. Néanmoins, les teneurs en chlorophylle totale tendent à être corrélées positivement avec la masse surfacique foliaire, la surface foliaire et l'épaisseur du limbe (pl. 4-36, fig. A, B, C).

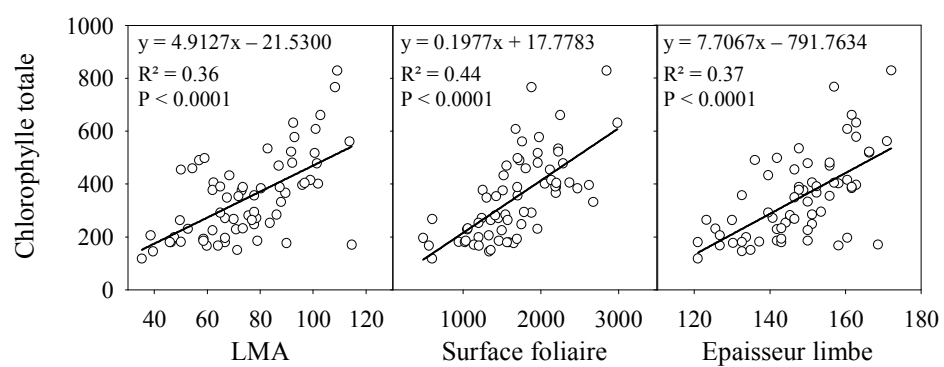


Planche 4-36 : Corrélations entre les différents traits foliaires chez *Tectona grandis*.

Figure 1: Corrélations linéaires entre la teneur en chlorophylle totale et (A) la masse surfacique foliaire, (B) la surface foliaire et (C) l'épaisseur du limbe.

Fig. 1

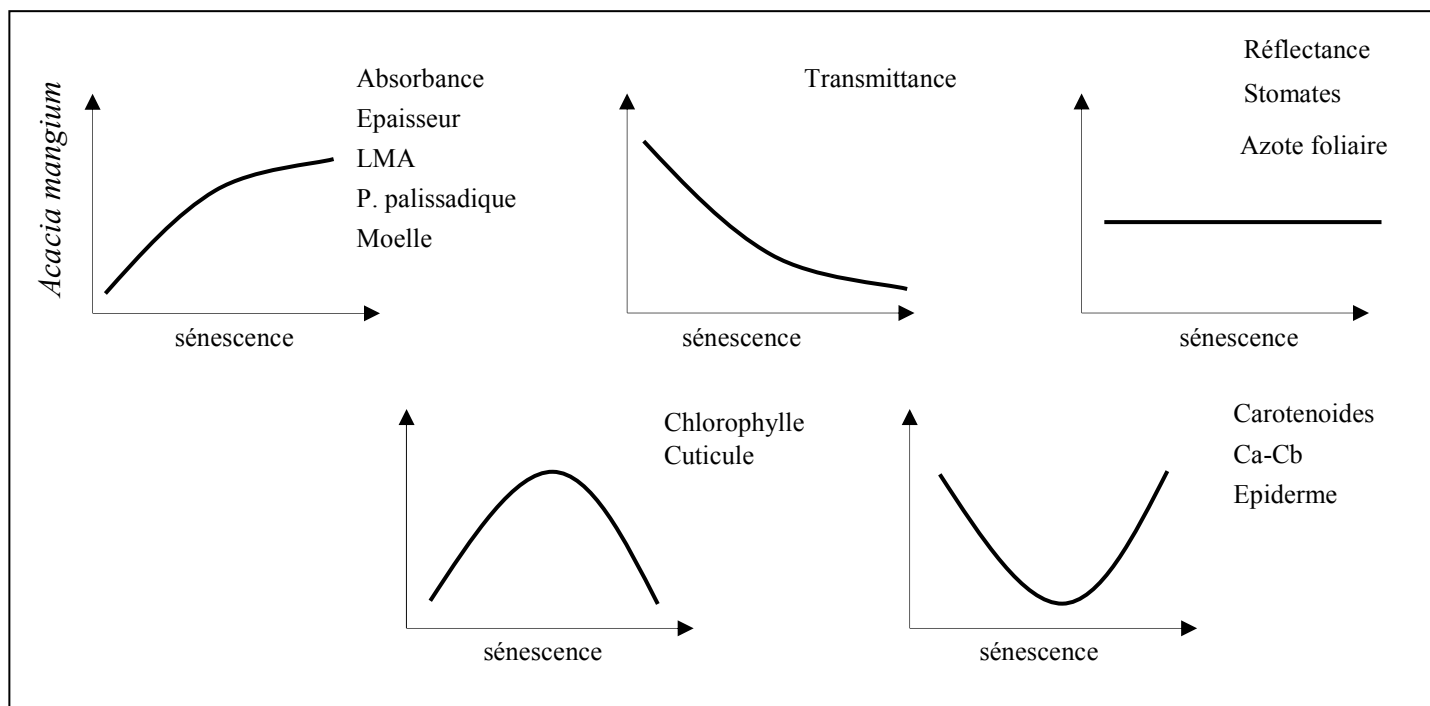


Fig. 2

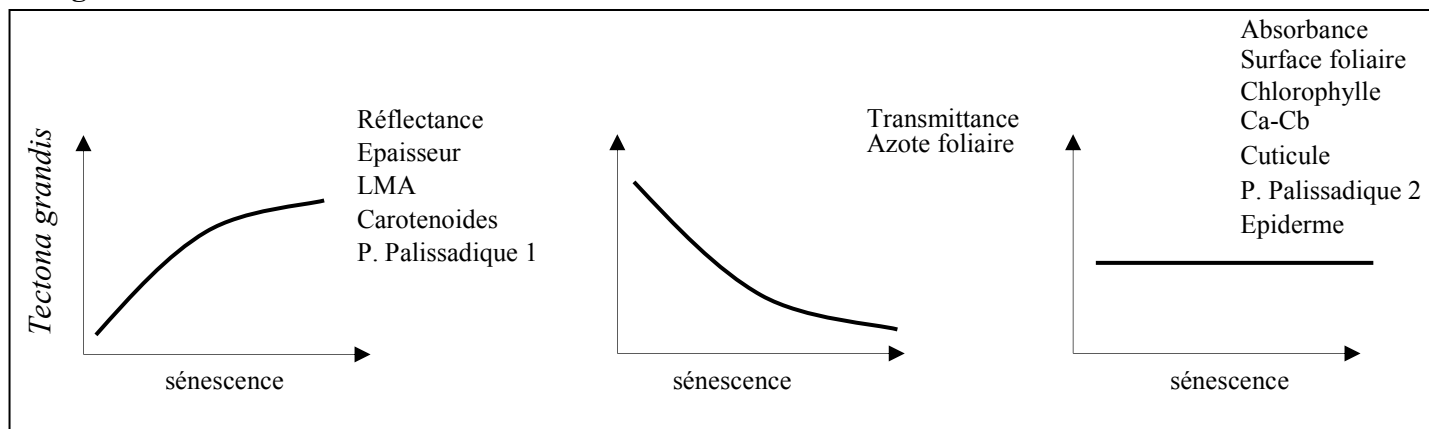


Planche 4-37 : Synthèse des variations des différentes caractéristiques foliaires.

Figure 1 : Variations des caractéristiques foliaires selon l'âge des phyllodes chez *A. mangium*.

Figure 2 : Variations des caractéristiques foliaires selon l'âge des feuilles chez *T. grandis*.

8 Synthèse des caractéristiques foliaires

8.1 Variation selon l'âge des feuilles

8.1.1 *Acacia mangium*

Les vieux phyllodes d'*Acacia mangium* absorbent plus et transmettent moins de lumière dans le PAR, ont une épaisseur du limbe, du parenchyme palissadique et de la moelle parenchymateuse plus élevée et un LMA plus important en comparaison aux jeunes phyllodes (pl. 4-37, fig. 1). La réflectance et le nombre de stomates ne varient pas en fonction de l'âge du phyllode tandis que la transmittance et la teneur en azote foliaire diminuent avec l'âge de la feuille. Les teneurs en chlorophylle totale et l'épaisseur de la cuticule ont des valeurs plus élevées pour les phyllodes matures et plus faibles pour les phyllodes jeunes et vieux. Le profil inverse s'observe pour les teneurs en caroténoïdes, le rapport Ca/Cb et l'épaisseur de l'épiderme où les valeurs les plus faibles concernent les phyllodes matures.

8.1.2 *Tectona grandis*

Les vieilles feuilles de *Tectona grandis* ont un taux de réflectance supérieur et un taux de transmittance inférieur par rapport aux jeunes feuilles (pl. 4-37, fig. 2). Le limbe et le parenchyme palissadique 1 sont plus épais et la masse surfacique foliaire plus élevée chez les vieilles feuilles. La teneur en caroténoïdes est plus élevée tandis que la teneur en azote est plus faible chez les vieilles feuilles comparées aux jeunes feuilles. L'absorbance, la surface foliaire, le rapport Ca/Cb, l'épaisseur de la cuticule, de l'épiderme et du parenchyme palissadique 2 ne varient pas en fonction de l'âge des feuilles.

8.2 Variation selon la position dans la couronne

8.2.1 *Acacia mangium*

La majorité des variables mesurées chez les phyllodes d'*Acacia mangium* présentent des valeurs plus élevées pour la partie haute de la couronne comparée aux phyllodes prélevés à la base de la couronne (pl. 4-38, fig. 1A). L'absorbance et le rapport Ca/Cb ne varient pas en fonction de la position des phyllodes dans l'arbre tandis que la transmittance diminue pour les phyllodes du sommet de la couronne.

Le taux de réflectance et les teneurs en caroténoïdes ne présentent aucune variation en fonction de la position pour les arbres âgés de 1 et 2 ans alors que chez les arbres de 3 ans les

Fig. 1

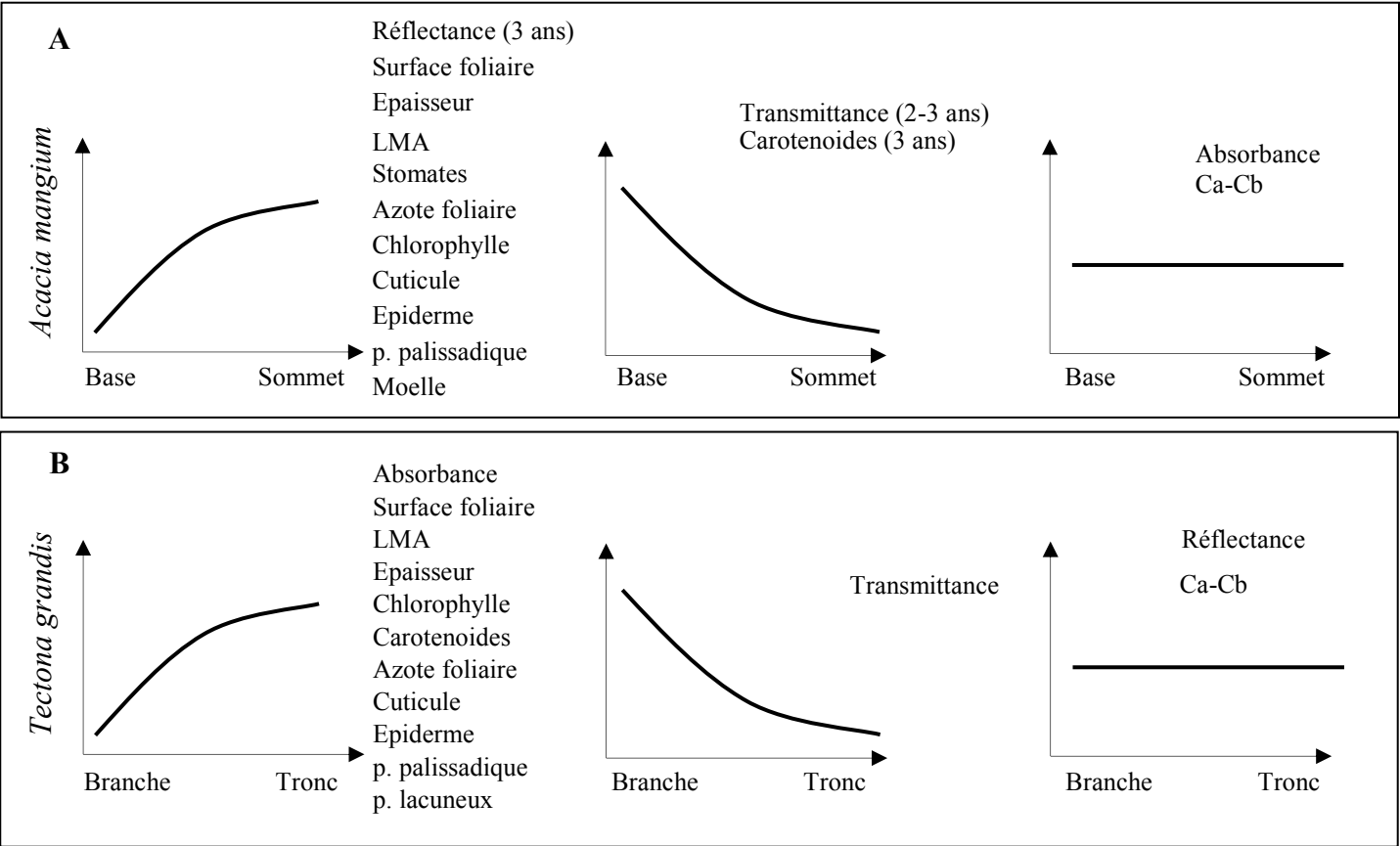


Fig. 2

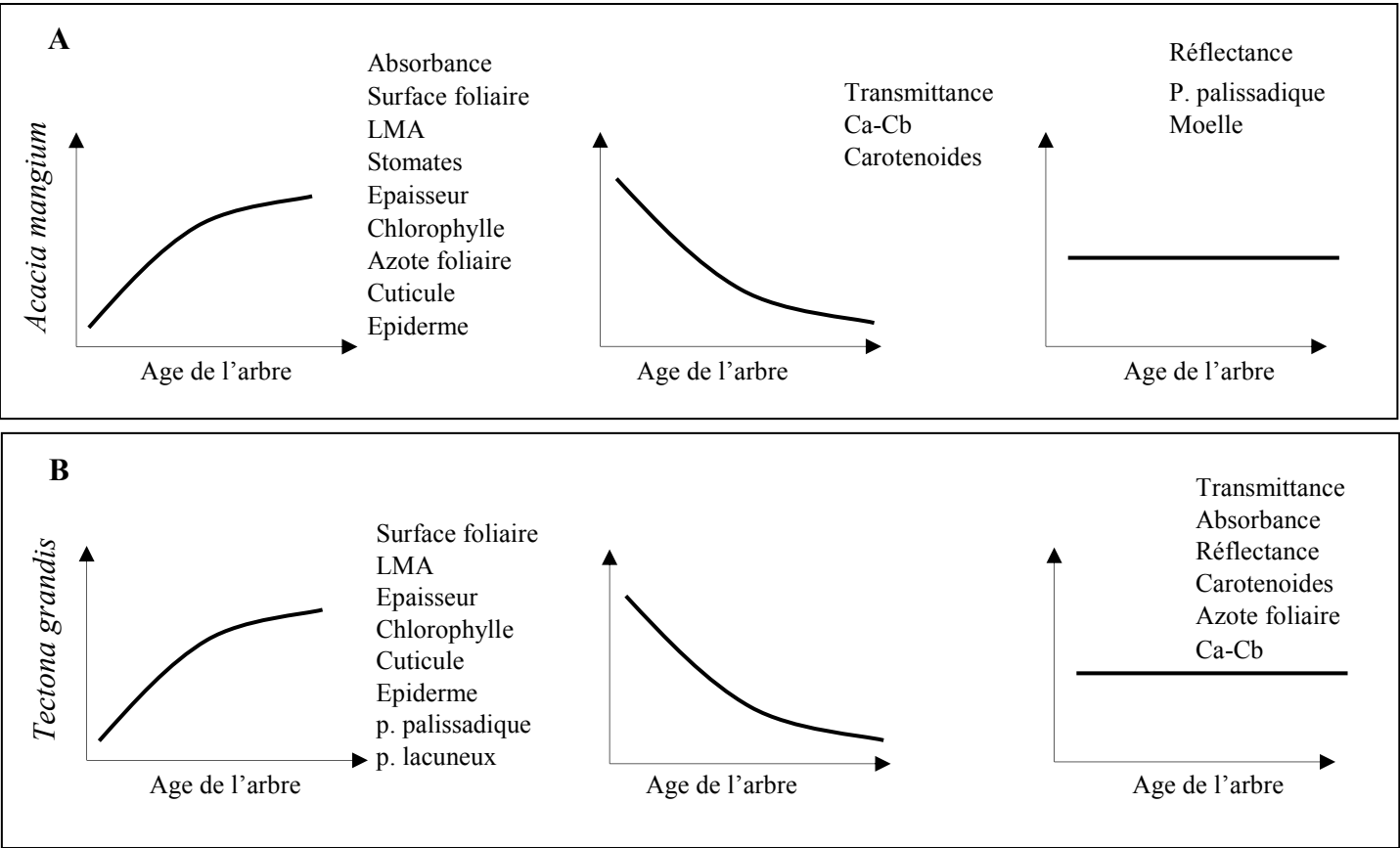


Planche 4-38 : Synthèse des variations des différentes caractéristiques foliaires.

Figure 1 : Variations des caractéristiques foliaires selon la position dans la couronne chez *A. mangium* (A) et *T. grandis* (B).

Figure 2 : Variations des caractéristiques foliaires selon l'âge de l'arbre chez *A. mangium* (A) et *T. grandis* (B).

phyllodes du sommet ont une teneur plus élevée en comparaison aux phyllodes de la base de la couronne. L'effet position s'accroît avec l'âge de l'arbre (couronne plus large et plus haute).

8.2.2 *Tectona grandis*

Les feuilles situées sur les branches et le tronc des Tecks se distinguent par de nombreuses variables qui ont des valeurs plus élevées au niveau de ce dernier (pl. 4-38, fig. 1B). Seule la transmittance est plus élevée chez les feuilles des branches alors que la réflectance et le rapport Ca/Cb ne varient pas.

8.3 Variation selon l'âge des arbres

8.3.1 *Acacia mangium*

La plupart des variables étudiées ont des valeurs plus élevées en fonction de l'âge de l'arbre (pl. 4-38, fig. 2A). Le taux de transmittance, les teneurs en caroténoïdes et le rapport Ca/Cb diminuent en fonction de l'âge tandis que le taux de réflectance et l'épaisseur de la moelle parenchymateuse ne varient pas. Cette dernière diminue pour les phyllodes situés à la base et au milieu de la couronne. La réflectance, l'épaisseur de la moelle parenchymateuse et de parenchyme palissadique ne varient pas.

8.3.2 *Tectona grandis*

Chez le Teck, les caractères morphologiques tels que la surface foliaire, le LMA et l'épaisseur du limbe augmentent en fonction de l'âge des arbres (pl. 4-38, fig. 2B). L'augmentation de l'épaisseur globale du limbe se réalise en parallèle avec l'augmentation en épaisseur des différents tissus constituant la feuille. Seule la teneur en chlorophylle augmente alors que les teneurs en caroténoïdes, en azote foliaire et le rapport Ca/Cb ne varient pas en fonction de l'âge de l'arbre. Les propriétés optiques des feuilles ne présentent pas de variation en fonction de l'âge de l'arbre.

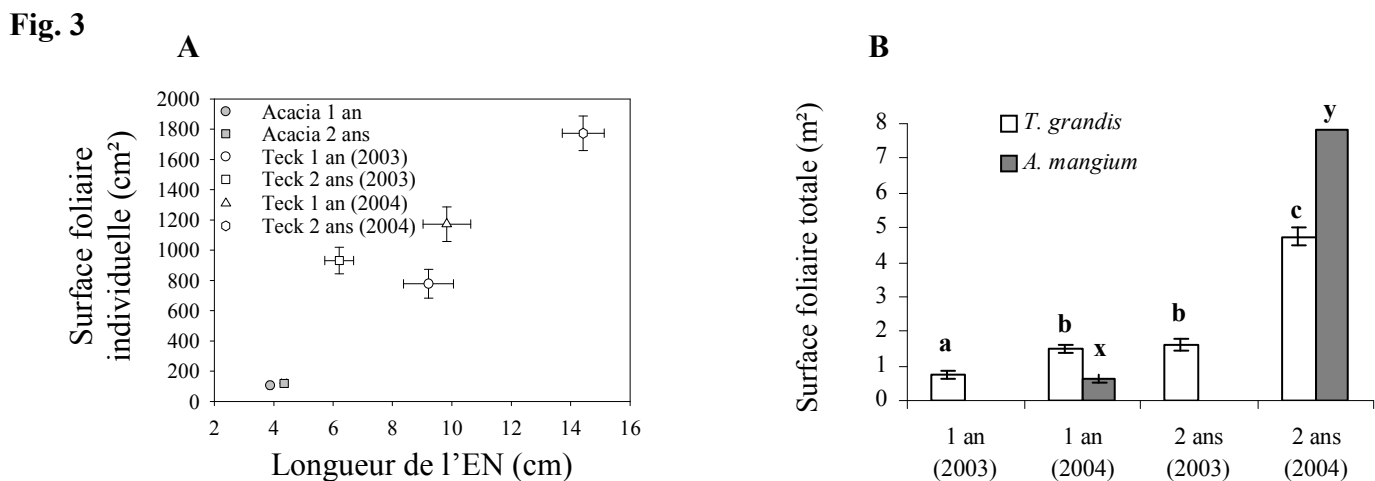
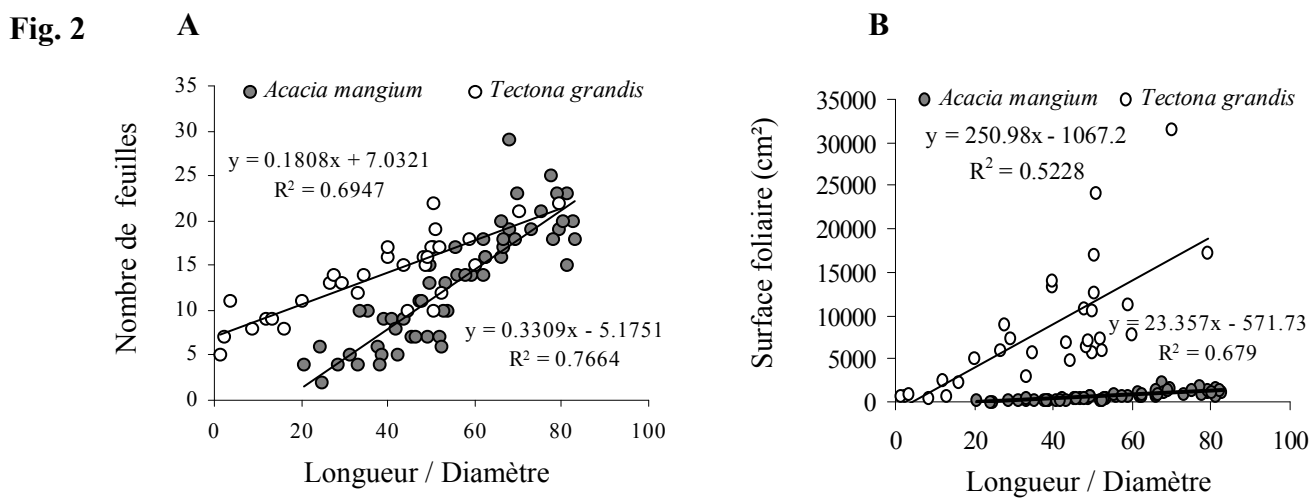
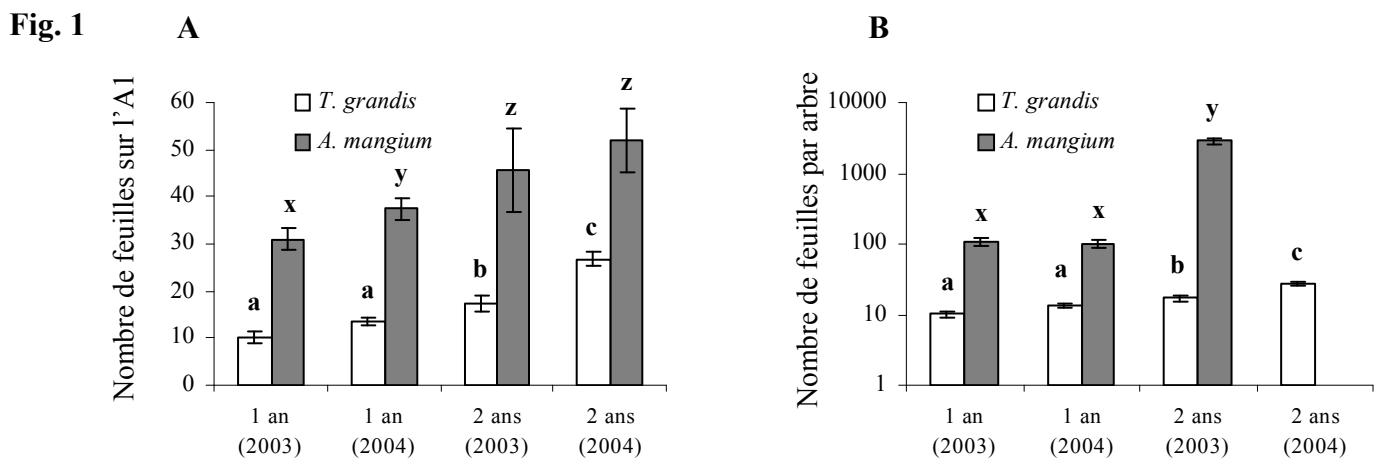


Planche 4-39 : Comparaison entre *A. mangium* et *T. grandis*.

Figure 1 : Comparaison du nombre de feuilles chez *T. grandis* et *A. mangium* pour les axes principaux des arbres âgés de 1 et 2 ans en 2003 et 2004 (A) et pour la couronne entière d'arbre âgés de 1 et 2 ans pour 2003 et 2004 (B). Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b, c, x, y et z. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%.

Figure 2 : Relation entre le rapport longueur sur diamètre à la base et (A) le nombre de feuilles et (B) la surface foliaire totale des axes d'ordre 2.

Figure 3 : (A) Relation entre la longueur de l'entre-nœud et la surface de la feuille associée chez les axes principaux des Acacias et des Tecks âgés de 1 et 2 ans en 2003 et 2004. (B) Comparaison de la surface foliaire totale chez le Teck et l'Acacia âgés de 1 et 2 ans en 2003 et 2004. Les comparaisons des distributions sont représentées par les lettres a, b, c, x et y. Lorsque la lettre change alors les distributions sont significativement différentes au seuil de 95%.

9 Comparaison des deux espèces

9.1 Nombre de feuilles, surface foliaire et angle foliaire

Le nombre de feuilles sur l'axe principal et pour chacune des couronnes des arbres âgés de 1 an et de 2 ans est significativement plus élevé chez l'Acacia comparé au Teck (pl. 4-39, fig. 1A, B, tab. 4-3). Pour les branches, le nombre de feuilles est supérieur chez le Teck comparé à l'Acacia pour un même rapport H/D (pl. 4-39, fig. 2A). Toutefois, avec des valeurs élevées d'H/D l'Acacia et le Teck présentent le même nombre de feuilles s'expliquant par des longueurs d'entre-nœud plus faible pour l'Acacia.

Individuellement, la taille des feuilles de Teck est significativement plus grande comparée aux phyllodes d'Acacia (pl. 4-39, fig. 3A). La surface d'une feuille de Teck équivaut à environ 9 à 17 phyllodes d'Acacia. Nous avons mis en évidence, chez chacune de ces deux espèces, une bonne relation entre la longueur de l'entre-nœud et la longueur de la feuille associée. Entre ces deux espèces apparaît également une relation positive entre la longueur des entre-nœuds et la surface de la feuille associée (pl. 4-39, fig. 3A).

Les branches de Teck sont alors caractérisées par une surface foliaire significativement supérieure à celles de l'Acacia (pl. 4-39, fig. 2B). Au niveau de la couronne entière, les Tecks âgés de 1 an ont une surface foliaire totale significativement plus élevée en comparaison aux Acacias pour le même âge tandis qu'âgés de 2 ans les Acacias ont une surface foliaire totale significativement plus grande (pl. 4-39, fig. 3B).

Outre la grande différence de taille, les organes foliaires de l'Acacia et du Teck se distinguent par leur forme. Les phyllodes de l'Acacia sont de forme ovale, plat avec une symétrie bilatérale tandis que les feuilles de Teck de forme cordée présentent un limbe courbé et plié. Par ailleurs, les phyllodes sont initiés latéralement tandis que les feuilles du Teck ont une symétrie dorsi-ventrale.

Que ce soit pour l'Acacia ou le Teck, les angles d'insertion des organes foliaires par rapport à l'axe porteur augmentent en fonction de l'âge de la feuille (tab. 4-3 et tab. 4-4). Tandis que la torsion du pétiole varie selon la position du phyllode et le type de production axillaire chez l'Acacia et selon l'âge de la feuille chez le Teck.

Fig. 1

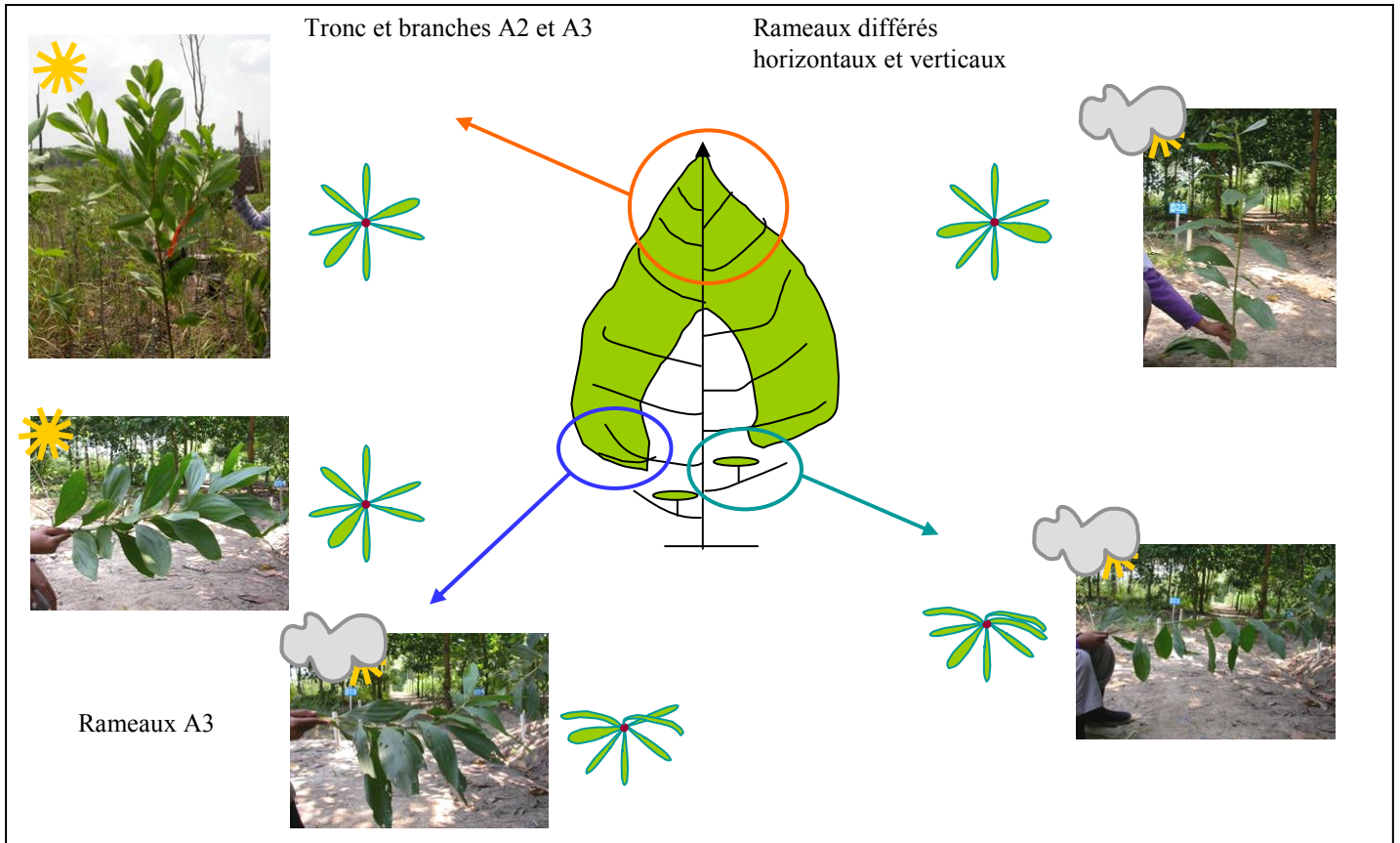


Fig. 2

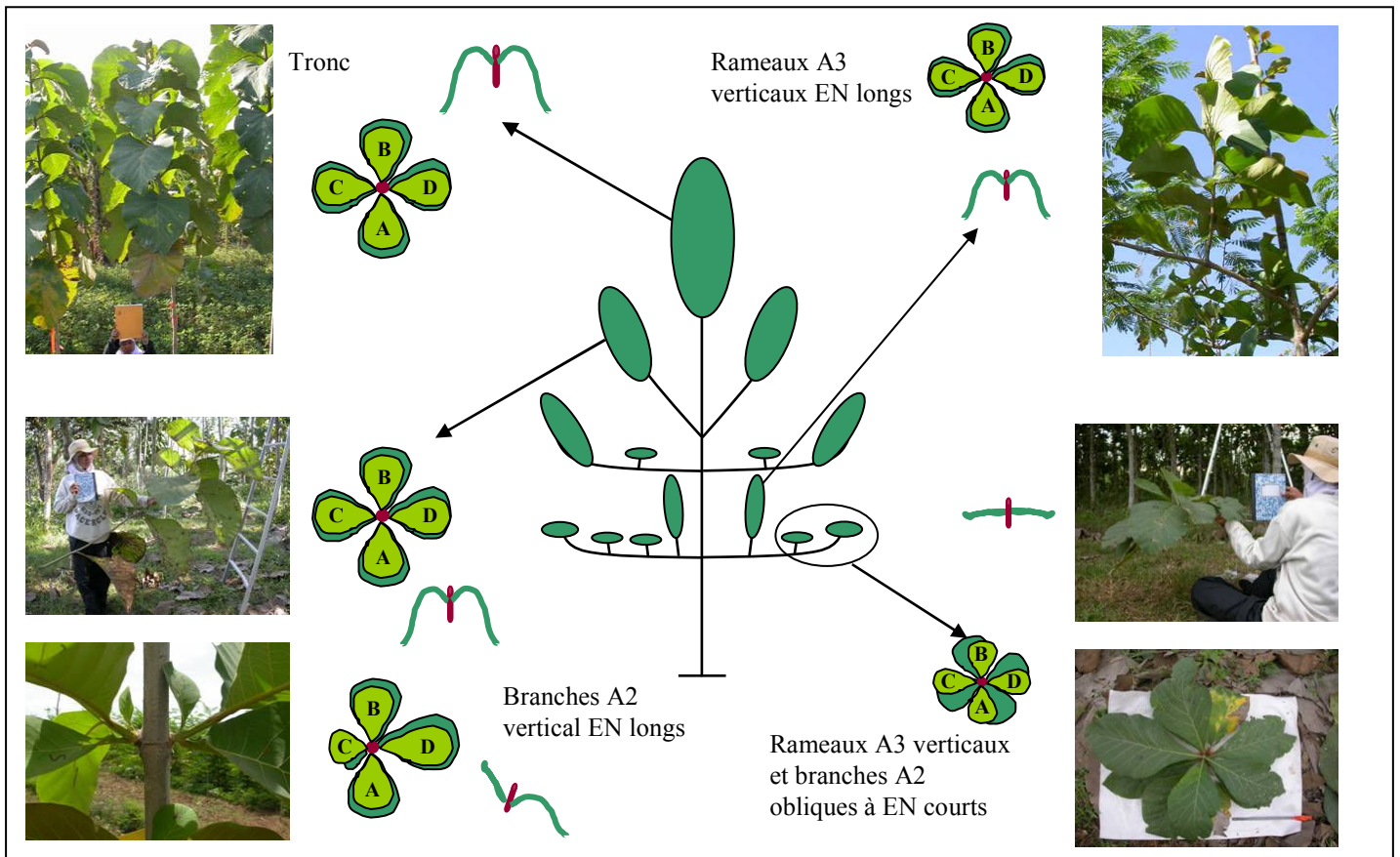


Planche 4-40 : Synthèse de la distribution, l'orientation et de la forme des feuilles selon les différentes catégories d'axes.

Figure 1 : Photos et schémas de la disposition des phyllodes et des angles des phyllodes par rapport à l'axe porteur chez *Acacia mangium* pour les âges différents et des positions différentes dans la couronne et effet de l'intensité lumineuse. Les schémas représentent une vue de l'axe depuis l'apex.

Figure 2 : Photos et schémas de la disposition des feuilles et des angles foliaires par rapport à l'axe porteur chez *Tectona grandis* selon les catégories d'axes, leur orientation et la longueur des entre-nœuds. A-B et C-D représentent respectivement les feuilles en position opposée-décussée.

- Disposition et forme foliaire chez *Acacia* selon l'orientation des axes et l'éclairement

Les axes verticaux (tronc) situés au soleil en comparaison aux axes verticaux situés à l'ombre (rameaux à développement différé) se différencient par des entre-nœuds plus longs, une surface foliaire plus grande, des phyllodes érigés et verticaux (pl. 4-40, fig. 1). Dans le cas des rameaux horizontaux (axes d'ordre 3), ceux situés au soleil ont des phyllodes plus petits, une évolution lentement de l'angle d'insertion en fonction du rang du nœud et les phyllodes situés en position épitome par rapport à l'axe porteur sont érigés alors que ceux situés à l'ombre sont horizontaux par phénomène de torsion du pétiole (pl. 4-40, fig. 1).

- Disposition et forme des feuilles de *Teck* selon la taille de l'entre-nœud

L'évolution des angles d'insertion, de courbure et de gouttière des feuilles varient dans le même sens que ces dernières soient situées sur l'axe principal ou sur les rameaux latéraux (pl. 4-40, fig. 2). Pour un même environnement lumineux, les axes à entre-nœuds courts se distinguent des axes à entre-nœuds longs par des petites feuilles, non courbées et non pliées et par une torsion du pétiole plus élevée induisant une réorientation des feuilles selon une pseudo-rosette (pl. 4-40, fig. 2).

9.2 Caractéristiques foliaires

9.2.1 Les caractères foliaires invariants

Les propriétés optiques des feuilles, lumière transmise, réfléchi et absorbée, ne présentent pas de différence significative entre ces deux espèces hormis concernant la transmittance des jeunes feuilles du tronc des arbres âgés de 1 an (pl. 4-41, fig. 1, tab. 4-4). Les variations des propriétés optiques révèlent des profils similaires pour les 2 espèces en fonction de l'âge des arbres. La réflectance a tendance à diminuer, la transmittance a tendance à se réduire entre les arbres âgés de 1 et 2 ans avant de se stabiliser chez les arbres âgés de 3 ans. L'absorbance a tendance à augmenter chez les arbres âgés de 1 et 2 ans et se stabilise chez les arbres âgés de 3 ans. Les teneurs en chlorophylle totale, en chlorophylle a et en azote foliaire présentent la même tendance que celle de l'absorbance pour les 2 espèces (pl. 4-41, fig. 2). Seules les jeunes feuilles des arbres âgés de 3 ans d'*Acacia* et de *Teck* révèlent des différences significatives de leur teneur en chlorophylle totale. Les teneurs en chlorophylle a ne présentent pas de différence significative dans le cas des feuilles des arbres âgés de 2 ans tandis que celles-ci montrent des différences significatives pour les feuilles arbres âgés de 1 et 3 ans. D'autre part, les teneurs en caroténoïdes, similaires pour les feuilles des arbres âgés de

Fig. 1

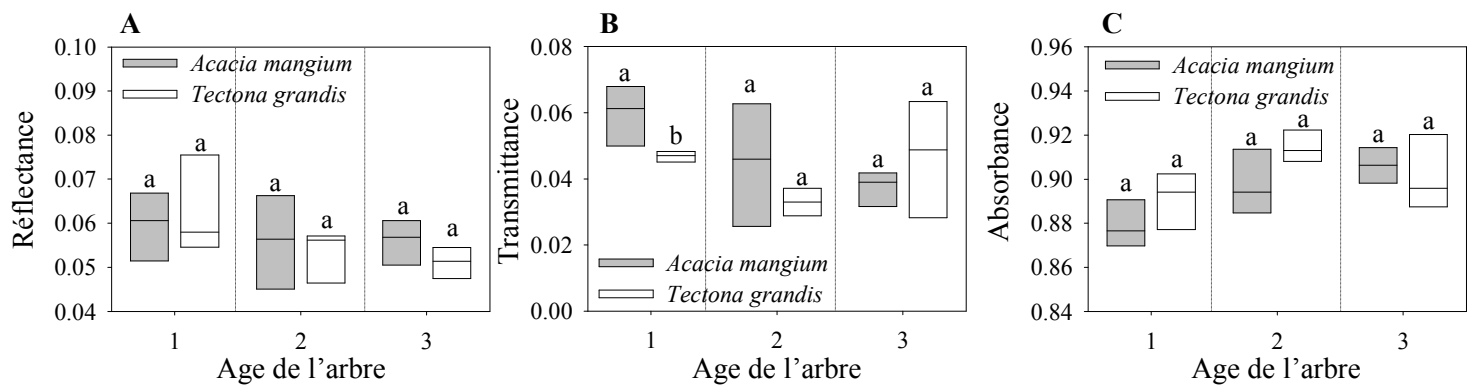


Fig. 2

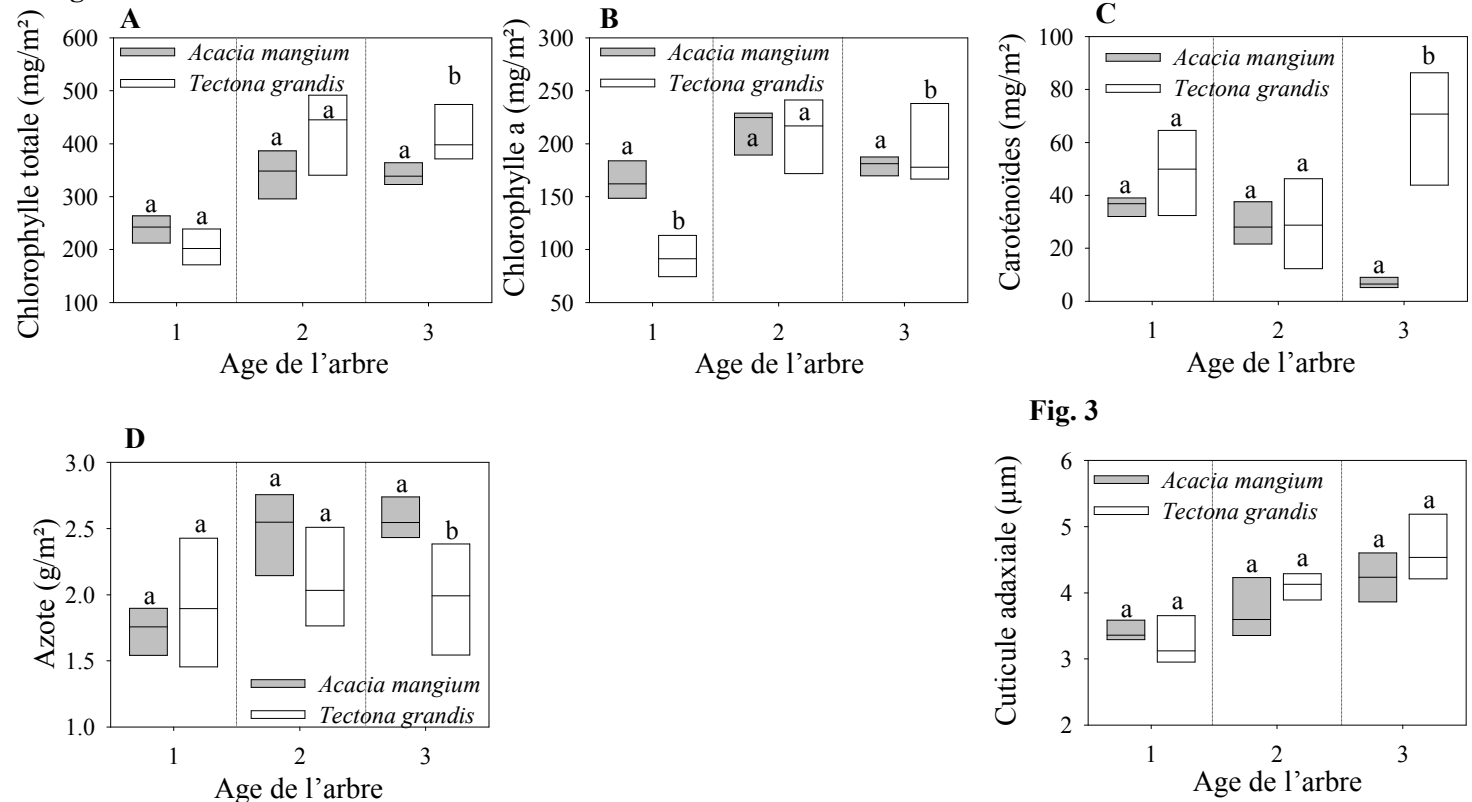


Fig. 3

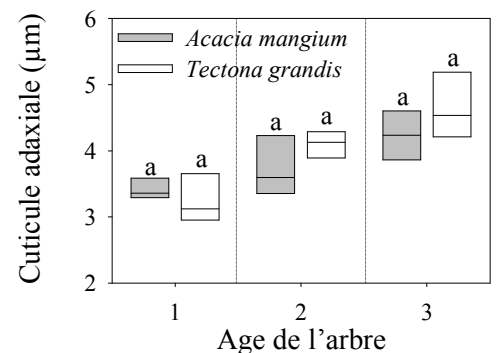


Planche 4-41 : Comparaison des caractéristiques foliaires entre *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

Figure 1 : Boîtes à moustache des propriétés optiques des jeunes feuilles du tronc pour (A) la réflectance, (B) la transmittance et (C) l'absorbance dans le domaine du PAR.

Figure 2 : Boîtes à moustache des caractéristiques biochimiques des jeunes feuilles du tronc concernant la teneur en (A) chlorophylle totale, (B) en chlorophylle a, (C) en caroténoïdes, (D) la teneur en azote foliaire.

Figure 3 : Boîtes à moustache des caractéristiques anatomiques des jeunes feuilles du tronc concernant l'épaisseur de la cuticule adaxiale.

1 et 2 ans, distinguent les feuilles de Teck avec significativement plus de caroténoïdes que les feuilles d'Acacia (pl. 4-41, fig.2D). Par ailleurs, notons que les feuilles de Teck présentent de fortes variabilités de leur contenu biochimique en comparaison à celles de l'Acacia. D'un point de vue anatomique, seule l'épaisseur de la cuticule adaxiale ne présente pas de différence significative pour ces deux espèces (pl. 4-41, fig. 3). Par ailleurs, l'Acacia et le Teck ont des épaisseurs de la cuticule adaxiale qui ont tendance à augmenter avec l'âge des arbres.

9.2.2 Les caractères foliaires variants

Les phyllodes d'Acacia et les feuilles de Teck sont caractérisés par de fortes variations concernant leur morphologie (pl. 4-42, fig. 1). Les feuilles de Teck ont une surface foliaire significativement plus grande que les phyllodes d'Acacia alors que l'épaisseur de leur limbe et leur masse surfacique est significativement plus petite. De plus, les feuilles de Teck présentent une forte variabilité de la masse surfacique en comparaison à celles de l'Acacia. Mis à part ces différences, les phyllodes d'Acacia et les feuilles de Teck montrent des profils similaires avec un accroissement de leurs valeurs en fonction de l'âge des arbres. Contrairement aux teneurs en chlorophylle totale et chlorophylle a, les teneurs en chlorophylle b et le rapport Ca/Cb soulignent des différences significatives entre les deux espèces (pl. 4-42, fig. 2). La teneur en chlorophylle b est significativement plus élevée chez le Teck alors que le rapport Ca/Cb est significativement plus faible en comparaison à l'Acacia. Les caractéristiques anatomiques varient fortement entre ces deux espèces (pl. 4-42, fig. 3). Seul l'épiderme adaxial est significativement plus épais chez le Teck par rapport à l'Acacia alors que le parenchyme palissadique total, la moelle parenchymateuse/parenchyme lacuneux et l'épiderme/cuticule abaxial sont significativement plus fins. En prenant en compte les différents tissus constituant le limbe, la proportion du parenchyme palissadique total chez le Teck avoisine les 60% tandis que pour l'Acacia il représente 40% (pl. 4-42, fig. 4). Le parenchyme lacuneux prend part pour 20% dans la structure des limbes du Teck. Chez l'Acacia le parenchyme palissadique total et la moelle parenchymateuse sont les 2 principaux tissus constituant à part égale la structure de la feuille avec respectivement environ 47% et 44%.

Fig. 1

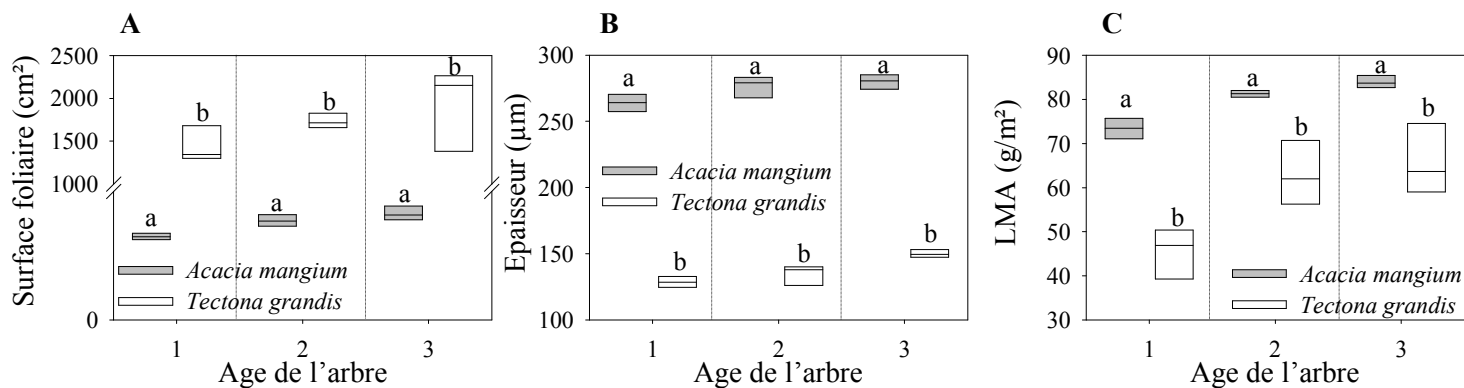


Fig. 2

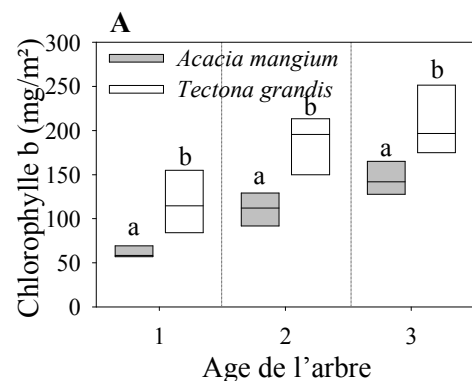


Fig. 3

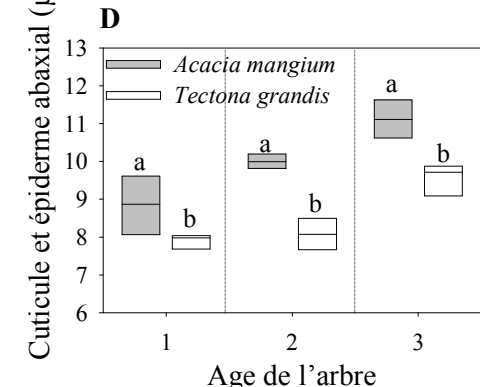
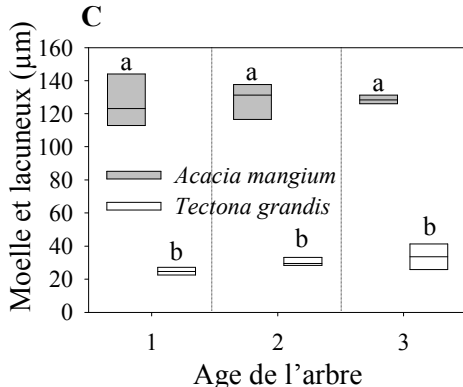
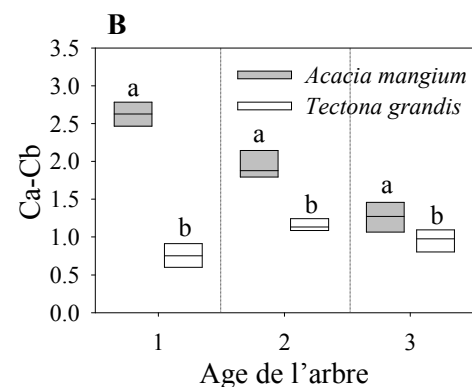
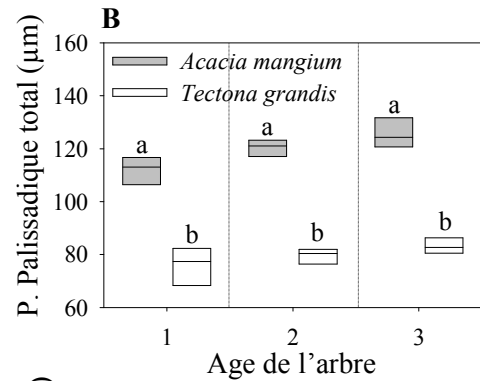
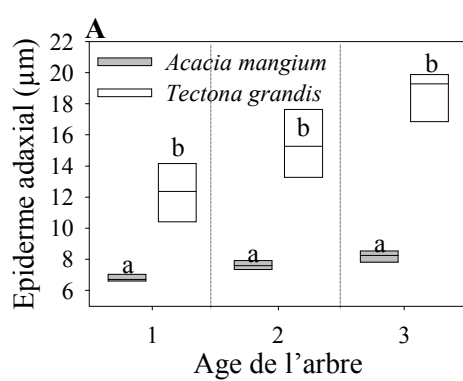


Fig. 4

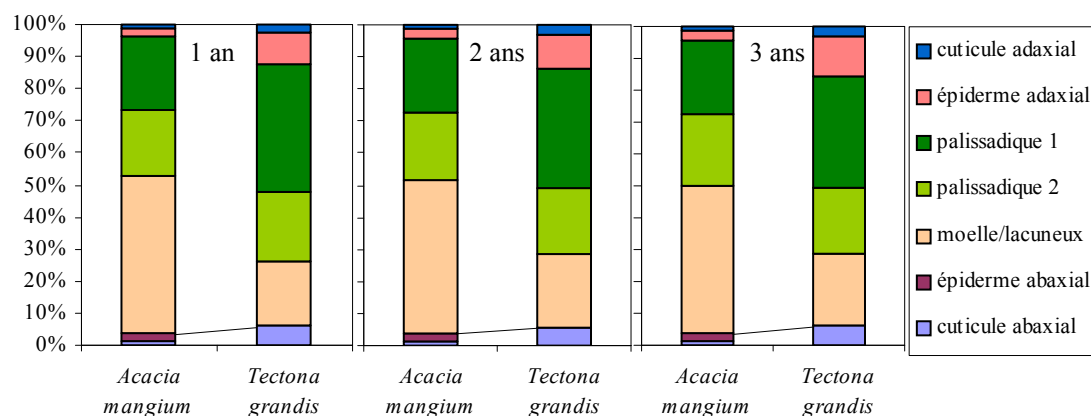


Planche 4-42 : Comparaison des caractéristiques foliaires entre *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

Figure 1 : Boîtes à moustache de (A) la surface foliaire, (B) l'épaisseur du limbe et (C) la masse surfacique foliaire des jeunes feuilles du tronc concernant.

Figure 2 : Boîtes à moustache de (A) la teneur en chlorophylle b et (B) le rapport Ca/Cb des jeunes feuilles du tronc concernant.

Figure 3 : Boîtes à moustache de l'épaisseur de (A) l'épiderme adaxial, (B) du parenchyme palissadique total, (C) de la moelle parenchymateuse dans le cas de l'Acacia et le parenchyme lacuneux dans le cas du teck et (D) de la cuticule et l'épiderme abaxial des jeunes feuilles du tronc.

Figure 4 : Proportion des différents tissus caractérisant le limbe des jeunes feuilles du tronc chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis* âgés de 1, 2 et 3 ans.

Tableau 4-3 : Synthèse des distributions des feuilles et des angles foliaires pour les axes verticaux des arbres ages de 1 et 2 ans chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

Variables	<i>Acacia mangium</i>	<i>Tectona grandis</i>		
Généralités				
Feuillage	Persistant			Caducue
Nb feuille / tronc	31 à 52	++	--	10 à 27
Nb feuille / couronne	106 à 2855	++	--	10 à 27
Morphologie foliaire				
Longueur limbe	22.6 à 24.4 cm	--	++	38.7 à 58.6 cm
SF individuelle	102 à 117 cm ²	--	++	923 à 2048 cm ²
SF / tronc	0.26 à 0.49 m ²	--	++	0.15 à 4.73 m ²
SF / couronne	0.63 à 7.84 m ²	++	--	0.75 à 4.73 m ²
Distribution des feuilles				
Phyllotaxie	Alterne spiralée			Opposée-décussée
Evolution angle insertion	20° → 100°	=	=	15° → 90°
Géométrie de la feuille				
Forme feuille	Plate			Courbée
Initiation feuille	Sur la tranche			Face sup et inf
Angle de gouttière	-	--	++	150°
Torsion du pétiole	Position feuille			Age de la feuille

Tableau 4-4 : Synthèse des caractéristiques foliaires pour les jeunes feuilles des axes principaux chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*

Variables	<i>ACACIA MANGIUM</i>	<i>TECTONA GRANDIS</i>		
Propriétés optiques				
Transmittance	5-7 %	=	=	5-7 %
Réflectance	3-7 %	=	=	3-7 %
Absorbance	87-91 %	=	=	88-92 %
Morphologie foliaire				
Surface foliaire	120-170 cm ²	--	++	1200-2300 cm ²
Epaisseur du limbe	260-290 µm	++	--	120-150 µm
LMA	70-88 g/m ²	++	--	40-70 g/m ²
Biochimie de la feuille				
Chlorophylle totale	220-380 mg/m ²	-	+	150-530 mg/m ²
Chlorophylle a	140-220 mg/m ²	=	=	80-250 mg/m ²
Chlorophylle b	60-160 mg/m ²	--	++	80-300 mg/m ²
Ca/Cb	1-3	++	--	0.4-1.2
Caroténoïdes	5-40 mg/m ²	-	+	15-100 mg/m ²
Azote foliaire	1.2-2.8 mg/m ²	+	-	1.3-2.5 mg/m ²
Anatomie foliaire				
E. cuticule adaxial	3-4.5 µm	=	=	3-5.5 µm
E. épiderme adaxial	6.5-8.5 µm	--	++	9-20 µm
E. p. palissadique	100-130 µm	++	--	65-90 µm
E. lacuneux / moelle	120-140 µm	++	--	20-40 µm
E. épiderme et cuticule	8-12 µm	++	--	7-9 µm

Chapitre 5 : Représentations tridimensionnelles de l'architecture des arbres et simulation du bilan radiatif dans les systèmes agroforestiers

1 Objectifs

L'objectif de ce chapitre est de construire, à partir des observations et des mesures réalisées sur *Acacia mangium* et *Tectona grandis* (processus de ramification et de croissance, géométrie et surface foliaire), des représentations tridimensionnelles, avec le logiciel AMAPsim, pour des âges différents et les plus fidèles possibles. La reconstruction de scènes virtuelles, sous LANDMAKER, correspondant aux dispositifs expérimentaux est le point de départ des calculs des bilans radiatifs avec le modèle ARCHIMED. Le but est de caractériser la variabilité intra- et interspécifique de la distribution du rayonnement transmis sous les couronnes des arbres d'une sous-parcelle en fonction de leur architecture et de leur âge.

Dans un premier temps, les représentations numériques des arbres seront comparées biométriquement avec les arbres mesurés pour évaluer les représentations tridimensionnelles obtenues. Dans un deuxième temps, les simulations du bilan radiatif ont été évaluées vis à vis de mesures indirectes de lumière transmise sous la strate arborée à partir de photographies hémisphériques. Puis, des dispositifs de plantation ont été testés (espacement des arbres, azimuth des rangées d'arbres) afin de proposer des plans d'aménagement.

2 Méthodes

2.1 Représentation 3D de l'architecture de l'*Acacia mangium* et de *Tectona grandis*

Les représentations tridimensionnelles des Acacias et des Tecks ont été simulées à un pas de temps annuel en utilisant le logiciel AMAPsim (Barczi *et al.*, 1997). Ce logiciel (voir chapitre 1) est un ensemble de programmes qui permettent de simuler le développement architectural de plantes sur la base de lois mathématiques de croissance et de ramification qui ont pu être mises en évidence au moyen de l'analyse architecturale et d'observations morphologiques et botaniques réalisées sur les plantes et sur le terrain.

2.1.1 Modélisation de la topologie, de la croissance et de la géométrie

- La topologie

Dans le cas de l'Acacia, la longueur de l'entre-nœud initial et final a été renseignée pour chacune des catégories d'axes. Le processus de ramification, immédiat et rythmique, a été reproduit grâce à l'implémentation d'un automate restituant une semi-chaîne de Markov cachée. Le rapport de rythme (voir chapitre 3) entre le porteur et le porté est paramétré pour les différents ordres de ramification avec un rapport de rythme proche de 1 en début d'allongement puis une décroissance linéaire de ce rapport au fur et à mesure de l'allongement des axes.

Pour le Teck, le nombre et la longueur initiale et finale des entre-nœuds sont renseignés pour chaque unité de croissance. Les rameaux apparaissent avec un développement différé d'un an au cours de la 3^{ème} année de croissance sur l'unité de croissance précédente. L'apparition des rameaux est paramétrée pour que ces derniers soient situés au milieu de l'unité de croissance. Deux types de productions latérales ont été créés afin de différencier les rameaux longs et les rameaux courts.

La construction de l'axe de référence de ces 2 espèces reproduit le nombre et la nature des organes présents sur l'arbre, ainsi que leur succession à tout moment du cycle (unité de temps).

- La croissance

Elle permet la mise en place et l'évolution dans le temps des éléments et des structures. Pour l'Acacia et le Teck, l'unité de temps choisi est l'année. De par leurs modalités de croissance

différentes, l'unité topologique choisie chez l'Acacia est l'entre-nœud et pour le Teck, l'unité de croissance. Ainsi, pour l'Acacia, au pas de temps 1, nous avons spécifié un nombre de 52 entre-nœuds sur l'axe principal, c'est-à-dire le nombre d'entre-nœuds moyens observés sur les arbres âgés de 1 an. De manière similaire, pour l'unité de temps 2, 130 entre-nœuds ont été affectés et à l'unité de temps 3, 250 entre-nœuds. Dans le cas du Teck, pour chacune des unités de temps correspond une unité topologique ainsi à l'unité de temps 1 est caractérisé 1 unité de croissance et ainsi de suite.

- La géométrie

Du fait que les représentations tridimensionnelles des 2 espèces constituent le support des calculs d'interception de la lumière, les paramètres contrôlant la géométrie des maquettes ont du être décrits avec précision. Ainsi, à chaque étape de l'axe de référence les dimensions et la disposition spatiale des axes et des feuilles ont été renseignées. Pour chaque étape de l'axe de référence est décrit :

- le nombre de feuilles pour chaque catégorie d'axe ;
- la phyllotaxie, spiralee d'indice $3/8^{\text{ième}}$ (angle de 137.5°) pour l'Acacia et opposée-décussée pour le Teck, est considérée comme invariante, toutefois un léger bruit a été introduit afin de rendre compte par exemple des décalages des feuilles pour le même orthostique chez le Teck ;
- la longueur et la largeur du limbe sont renseignées sous l'hypothèse qu'elles évoluent de manière proportionnelle. Les feuilles ont une longueur initiale qui évolue par interpolation linéaire en fonction du temps jusqu'à une longueur finale ;
- les variations des angles d'insertion des pétioles par rapport à l'axe porteur : les angles de flexions dans le cas des feuilles de Tecks sont paramétrés de manière identique pour toutes les feuilles en prenant les valeurs moyennes quantifiées dans le chapitre précédent ;
- les angles d'insertion des branches avec l'axe porteur sont paramétrés en renseignant un angle initial qui évolue par interpolation linéaire jusqu'à un angle final ;
- le redressement des parties terminales des axes situés à la base de la couronne chez l'Acacia est renseigné.

Fig. 1

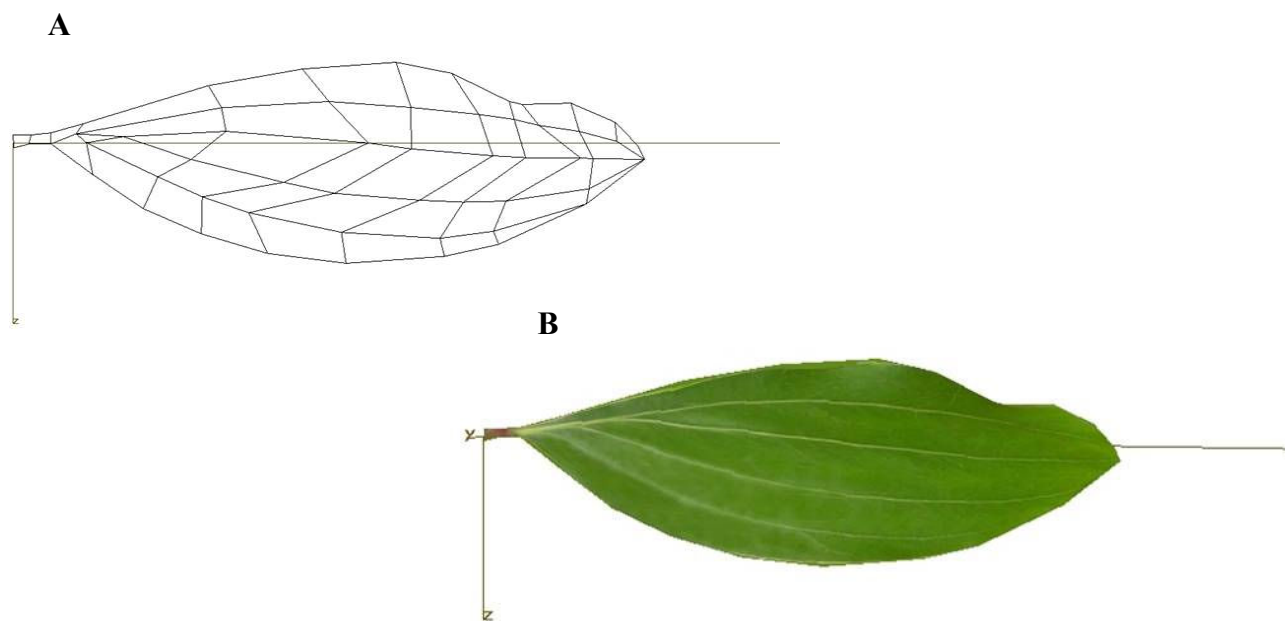


Fig. 2

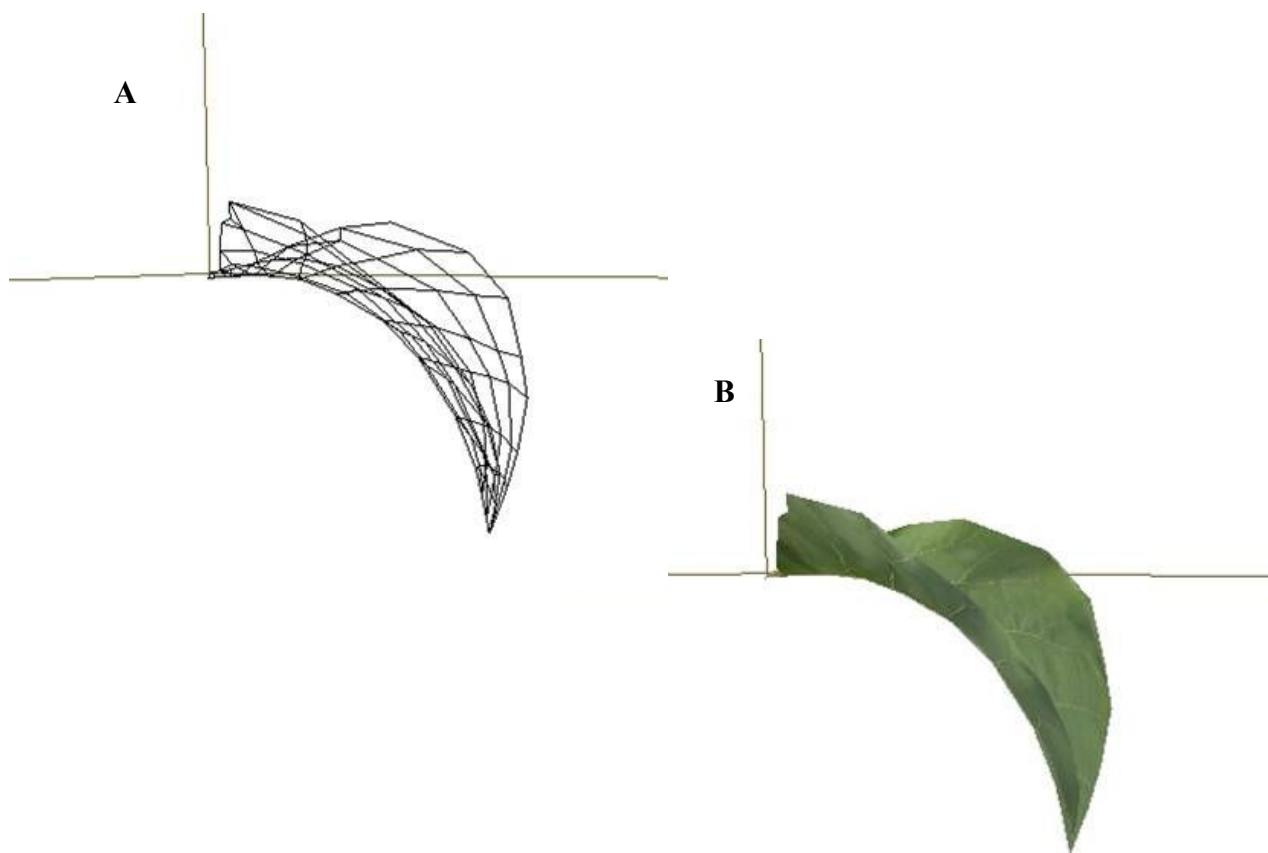


Planche 5-1: Symboles tridimensionnels utilisés pour représenter les feuilles des maquettes architecturales.
Figure 1: Symbole du phyllode d'*Acacia mangium* (A) représentation en « fil de fer » (B) rendu avec application de texture.
Figure 2 : Symbole de feuille de *Tectona grandis* (A) représentation en « fil de fer » (B) rendu avec application de texture.

2.1.2 Construction des symboles 3D

La description de la plante au moyen de son axe de référence permet, en affectant des objets 3D (« symboles ») à chacune de ses étapes, de construire une représentation 3D de la plante à tous ses stades de développement.

Pour la construction des axes, un symbole entre-nœud est choisi dans la bibliothèque des symboles existants. En ce qui concerne les feuilles, il a été nécessaire de construire un nouveau symbole pour les limbes. En effet, la géométrie des feuilles est un paramètre important dans la construction des maquettes. Celle-ci détermine en partie l'interception du rayonnement par le feuillage, ce qui est notre principal objet d'étude. Un symbole feuille a été élaboré respectivement pour *A. mangium* et *T. grandis* à partir de photographies et de mesures moyennes de la forme du limbe (pl. 5-1).

Les feuilles, représentées sous formes d'objets 3D, sont constituées d'un assemblage de polygones construits sous un modelleur de formes nommé FACES sous le logiciel Orchestra AMAP®.

2.1.3 Simulation et visualisation

Une fois le fichier paramètre renseigné, via un éditeur de saisie spécifique (SAISIM), la simulation est réalisée en indiquant l'âge (exprimée en unité de temps, le nœud pour *A. mangium* et l'unité de croissance pour *T. grandis*) et le numéro de « graine » permettant d'initialiser des tirages de nombres aléatoires. Le numéro de « graine » contrôle ainsi la réalisation de processus de croissance et de ramification exprimés en terme de probabilités. Ce mode de simulation stochastique génère des arbres différents tout en restituant la variabilité observée au sein de l'espèce pour les conditions étudiées. L'objet informatique tridimensionnel obtenu en fin de simulation est écrit sous le format d'une « ligne élastique » qui est ensuite visualisée et utilisée pour divers post-traitements (Barczi *et al.*, 1997). Pour obtenir plusieurs arbres simulés, plusieurs graines sont utilisées et autant de lignes élastiques sont générées. La visualisation des lignes élastiques se fait directement sous Linux avec le programme GLANCE afin de vérifier l'apparence de la simulation ou sous Windows, le logiciel PlantGLviewer (Boudon *et al.*, 2001).

2.1.4 Evaluation des représentations tridimensionnelles

Pour vérifier la qualité des simulations, l'évaluation des représentations tridimensionnelles est réalisée dans un premier temps de manière qualitative en comparant les représentations

tridimensionnelles avec des photos. Dans un deuxième temps, Les variables simulées théoriques tels que le nombre d'entre-nœuds, le nombre de feuilles et la surface foliaire totale ont été confrontées aux valeurs observées.

2.2 Simulation du bilan radiatif au sein de la parcelle

2.2.1 Construction des scènes tridimensionnelles

La simulation des transferts radiatifs peut être réalisée à l'échelle de l'arbre ou de la parcelle. Dans une problématique agroforestière, où le rayonnement transmis sous la strate arborée à l'échelle de la parcelle est un paramètre important à quantifier, la simulation du bilan radiatif a été réalisée au niveau d'une sous-parcelle. Les dispositifs expérimentaux étudiés pour *A. mangium* et *T. grandis* ont servi de base pour la construction des scènes tridimensionnelles. Les scènes ont été réalisées en sélectionnant 5 arbres simulés différents. Pour chacune des scènes, l'espacement entre arbres, l'âge des arbres et l'orientation azimutale des rangées d'arbres ainsi que la période de l'année ont été respectés. Pour *A. mangium* la scène utile délimite un rectangle de 4*10 m (40 m²) et pour *T. grandis* un rectangle de 6*5 m (30 m²). Il est à noter que les parcelles sont virtuellement dupliquées dans les calculs radiatifs (section 2.2.2) pour simuler un couvert infini.

2.2.2 Calcul des bilans radiatifs

La simulation du bilan radiatif (pl. 5-2) au sein des couverts virtuels 3D d'*A. mangium* et de *T. grandis* est réalisée avec les programmes MIR-MUSC-RADBAL sous la plateforme ARCHIMED développée à l'unité AMAP (Dauzat et Eroy, 1997; Mialet-Serra *et al.*, 2001).

Le calcul du bilan radiatif est réalisé en plusieurs étapes et chaque étape nécessite un programme spécifique :

- Le programme MIR (Mapping Intercepted Radiation) calcule des images de la scène depuis 46 directions discrètes réparties sur l'hémisphère céleste suivant le modèle turtle (Den Dulk, 1989). Le principe de base de MIR consiste à comptabiliser les pixels correspondant aux entités constitutives de la scène qui sont vus depuis une direction et donc peuvent intercepter le rayonnement incident arrivant depuis cette direction. Ces calculs sont effectués ici avec une option de toricité telle que la scène élémentaire est dupliquée à l'infini. Ce programme calcule également des facteurs d'échange entre strates du rayonnement rediffusé.

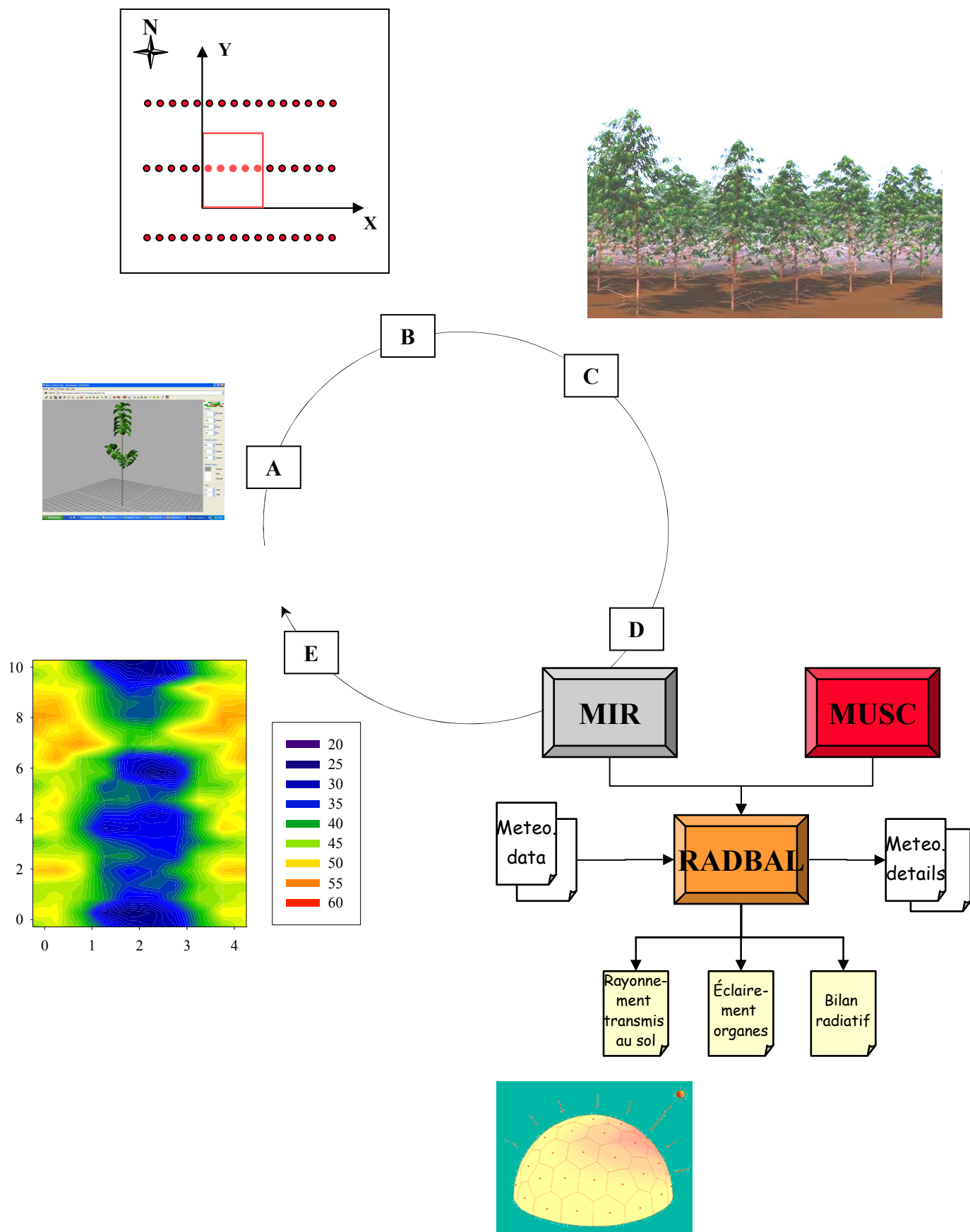


Planche 5-2: Méthodologie de la simulation du bilan radiatif.

- (A) Simulation de représentations tridimensionnelles de plantes (ici un teck âgé de 3 ans visualisé avec le logiciel PlantGLViewer).
- (B) Construction de la scène virtuelle avec positionnement des arbres au sein d'une parcelle utile.
- (C) Visualisation de la scène virtuelle réalisée sous LANDMAKER (ici une scène d'Eucalyptus).
- (D) Chaîne de calculs radiatifs « MIR-MUSC-RADBAL » sous la plate-forme ARCHIMED (Dauzat, 1995) et représentation du modèle turtle.
- (E) Cartographie du pourcentage du rayonnement transmis sous les couronnes.

- Le programme MUSC (Multiple SCattering) utilise les facteurs d'échange entre strates fournies par MIR pour calculer les rediffusions multiples au sein du couvert. Ces calculs sont effectués à l'échelle de strates horizontales de végétation dont il est possible de fixer l'épaisseur. Les propriétés optiques de la végétation sont caractérisées par la réflectance et la transmittance des organes végétaux et celles du sol par sa réflectance. Nous avons utilisé dans ce travail les propriétés optiques dans la bande spectrale du PAR (Photosynthetically Active Radiation, entre 400 et 700 nm).

- Le programme BIOMscene (BIOMétrie de la scène virtuelle) permet de calculer les surfaces des différents éléments de la scène afin de pouvoir exprimer le rayonnement que ces derniers interceptent en terme d'éclairement.

- Le programme RADBAL (RADiative BALance) combine les résultats des programmes précédents, secteur par secteur, pour fournir un bilan radiatif détaillé en fonction des conditions radiatives pendant la période spécifiée.

Ces programmes permettent de choisir : (i) les propriétés optiques de la végétation et du sol pour une bande spectrale particulière, (ii) le niveau d'échantillonnage de la scène (via le nombre de pixels des images), (iii) l'échelle de sortie des résultats (l'organe, la plante ou la parcelle ; c'est l'échelle de l'arbre qui a été choisie ici), (iv) les conditions radiatives (théoriques ou spécifiées dans un fichier météorologique), la période de simulation (les simulations ont été réalisées pour la même journée que les photographies hémisphériques prises) et les coordonnées géographiques (latitude et longitude) du site.

2.2.3 Etude de différents dispositifs de plantation

Dans l'objectif de proposer quelques plans d'aménagement des parcelles agroforestières différents dispositifs de plantation ont été testés selon les espèces.

Pour un âge donné, plusieurs scènes ont été créées afin de tester, dans le cas de *T. grandis*, l'effet de l'orientation des rangés d'arbres (orientation Nord-Sud vs orientation Est-Ouest). Concernant *A. mangium*, l'effet de la densité de plantation a été testé en faisant varier l'espacement entre les arbres. Les fortes densités de plantation ont été exclues car d'une part cela ne correspondrait plus à des systèmes agroforestiers et d'autre part l'architecture des arbres serait à reparamétrer pour de fortes densités (cf. variabilité architecturale de l'Acacia).

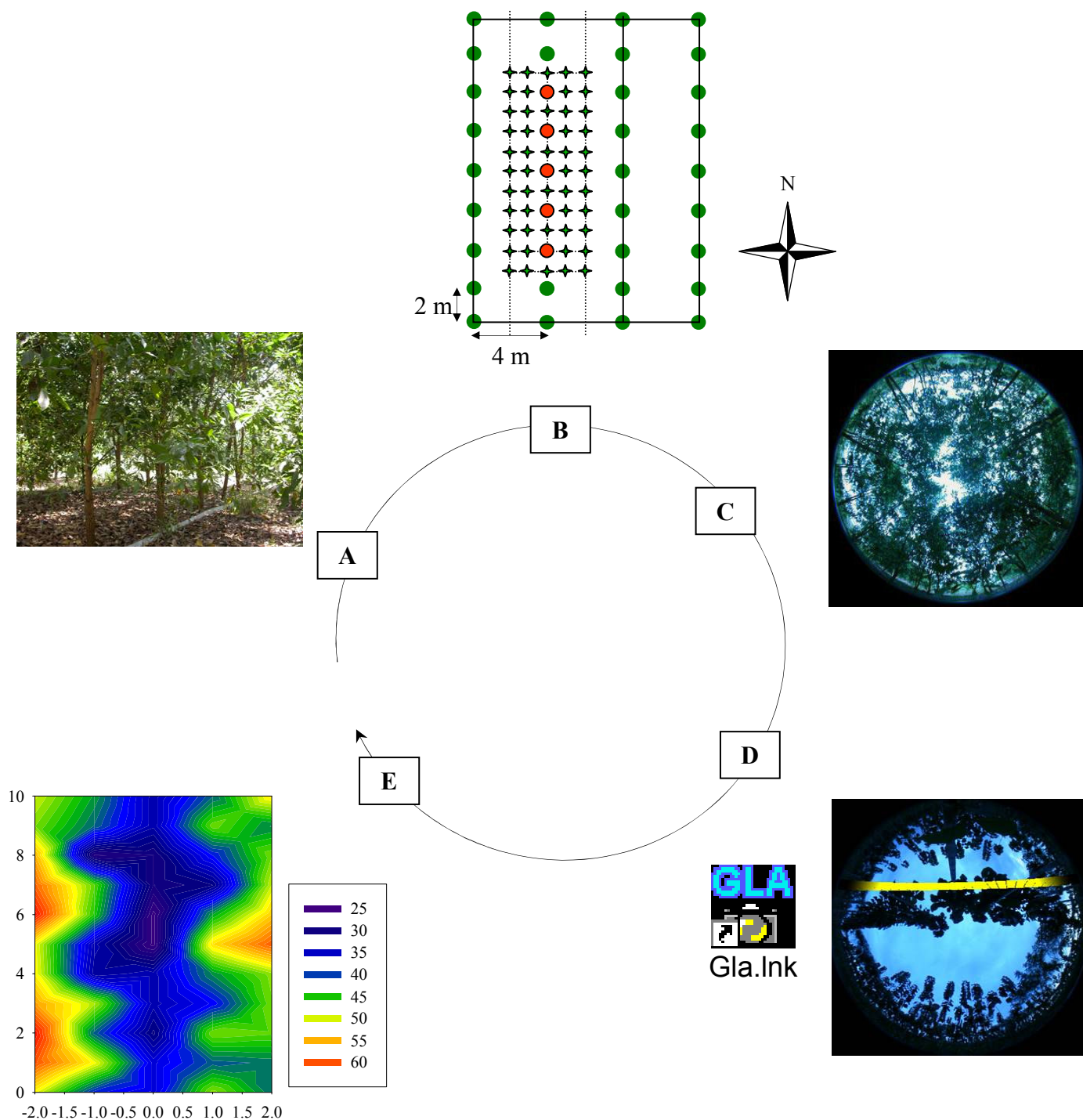


Planche 5-3: Méthodologie du calcul du rayonnement transmis au sol à partir de photographies hémisphériques.

(A) Parcelle agroforestière d'*Acacia mangium* âgé de 3 ans .

(B) Position des prises de vue (étoiles) autour de 5 arbres (ronds rouges).

(C) Photographie hémisphérique dans la sous parcelle d'Acacia âgés de 3 ans.

(D) Traitement des photos hémisphériques sous le logiciel Gap Light Analyser (GLA, Fraser *et al.*, 1999) pour une sous parcelle de Teck âgés de 3 ans.

(E) Cartographie du pourcentage du rayonnement transmis sous les couronnes.

2.3 Quantification de la lumière interceptée à partir de photographies hémisphériques

Dans un but de quantifier la lumière disponible pour les cultures associées et d'avoir un point de comparaison avec les simulations du bilan radiatif, des photos hémisphériques ont été réalisées (pl. 5-3) avec un appareil photo numérique (Nikon, Coolpix 4500) équipé d'un objectif « fish-eye ». Pour ce faire, une sous-parcelle de 5 arbres a été délimitée. Un quadrillage a été tracé au sol pour positionner des repères indiquant l'emplacement des prises de vue. Les arbres choisis ont par ailleurs été décrits succinctement en termes de hauteur, diamètre, extension de la couronne vers les quatre points cardinaux.

Pour l'*Acacia mangium*, une sous-parcelle d'arbres âgés de 2 ans a été caractérisée en septembre 2003. Les arbres étant espacés de 2 m dans le rang et de 4 m dans l'inter-rang, la superficie de la sous-parcelle étudiée était donc de 40 m². Un maillage au sol a été réalisé avec des points d'intersection à tous les mètres (pl. 5-3). Les photographies hémisphériques ont été réalisées au niveau de chacun des points d'intersection. En août 2004, alors que les arbres étaient âgés de 3 ans, des photographies hémisphériques ont été réalisées sur cette même parcelle à l'emplacement des piquets laissés sur place.

Pour *T. grandis*, une sous-parcelle agroforestière d'arbres âgés de 2 ans a été caractérisée en novembre 2003 par des photographies hémisphériques réalisées tous les mètres. Les arbres étaient plantés tous les mètres dans le rang et tous les 6 mètres dans l'inter-rang. La superficie de la zone étudiée est de 30 m². En juillet 2004, des photographies hémisphériques ont été réalisées après avoir matérialisé de nouveau les repères.

Le logiciel GLA (Gap Light Analyser) (Frazer *et al.*, 1999) a été choisi pour analyser les photographies hémisphériques et déterminer le pourcentage de rayonnement transmis. La photographie est d'abord configurée en indiquant le Nord géographique et en renseignant les paramètres relatifs aux conditions radiatives : latitude, longitude et altitude ; indice de nébulosité⁴ (paramétré comme égal à 0.5) et la date (paramétrée pour la journée de prise de vue). La photographie en couleur est ensuite transformée en pixels noir et blanc par une étape visuelle de seuillage. Le pourcentage du rayonnement transmis sous le couvert est ensuite estimé à partir du calcul du rayonnement incident réalisé automatiquement à partir des paramètres de configuration de l'image et du calcul du pourcentage de trouées sur l'image seuillée.

⁴ "Cloudiness Index", également appelé "Clearness Index" (Erbs *et al.*, 1982).

Des coordonnées géographiques (X, Y) ont été attribuées aux différents emplacements de prise de vue dans le but de créer une cartographie du pourcentage de rayonnement transmis disponible pour la culture associée. Les cartes ont pu être créées par interpolation de toutes les données de la sous-parcelle grâce au logiciel SigmaPlot.

Fig. 1

Etapes	Entités de la plante	Symboles
1 à 300	Entre-nœuds du tronc	Entre-nœuds
301 à 600	Entre-nœuds A2 bases	Entre-nœuds
601 à 1000	Entre-nœuds A2	Entre-nœuds
1001 à 1250	Entre-nœuds A3 bases	Entre-nœuds
1251 à 1500	Entre-nœuds A3	Entre-nœuds
1501 à 2000	Entre-nœuds A4	Entre-nœuds
2001	Feuilles A1	Feuille
2002	Feuilles A2	Feuille
2003	Feuilles A3	Feuille
2004	Feuilles A4	Feuille

Fig. 2

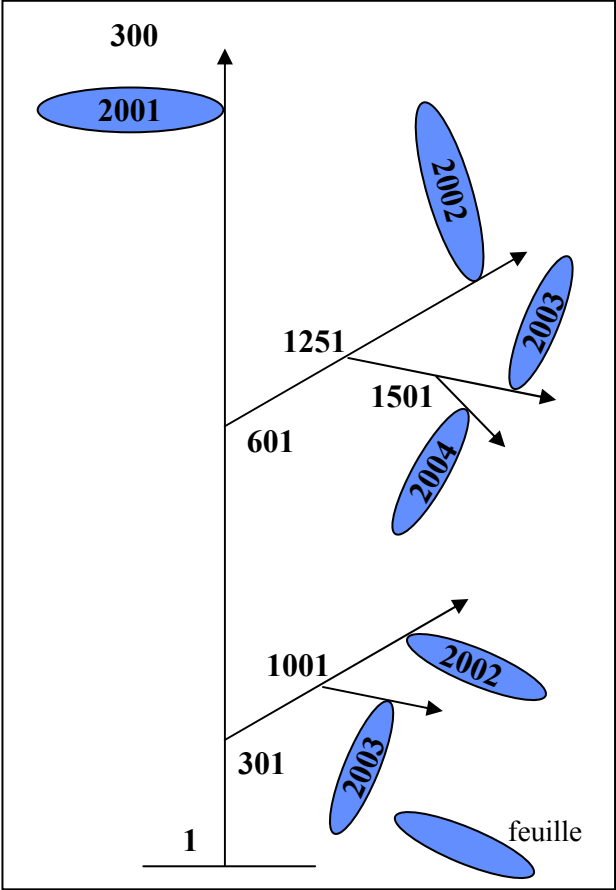


Fig. 3

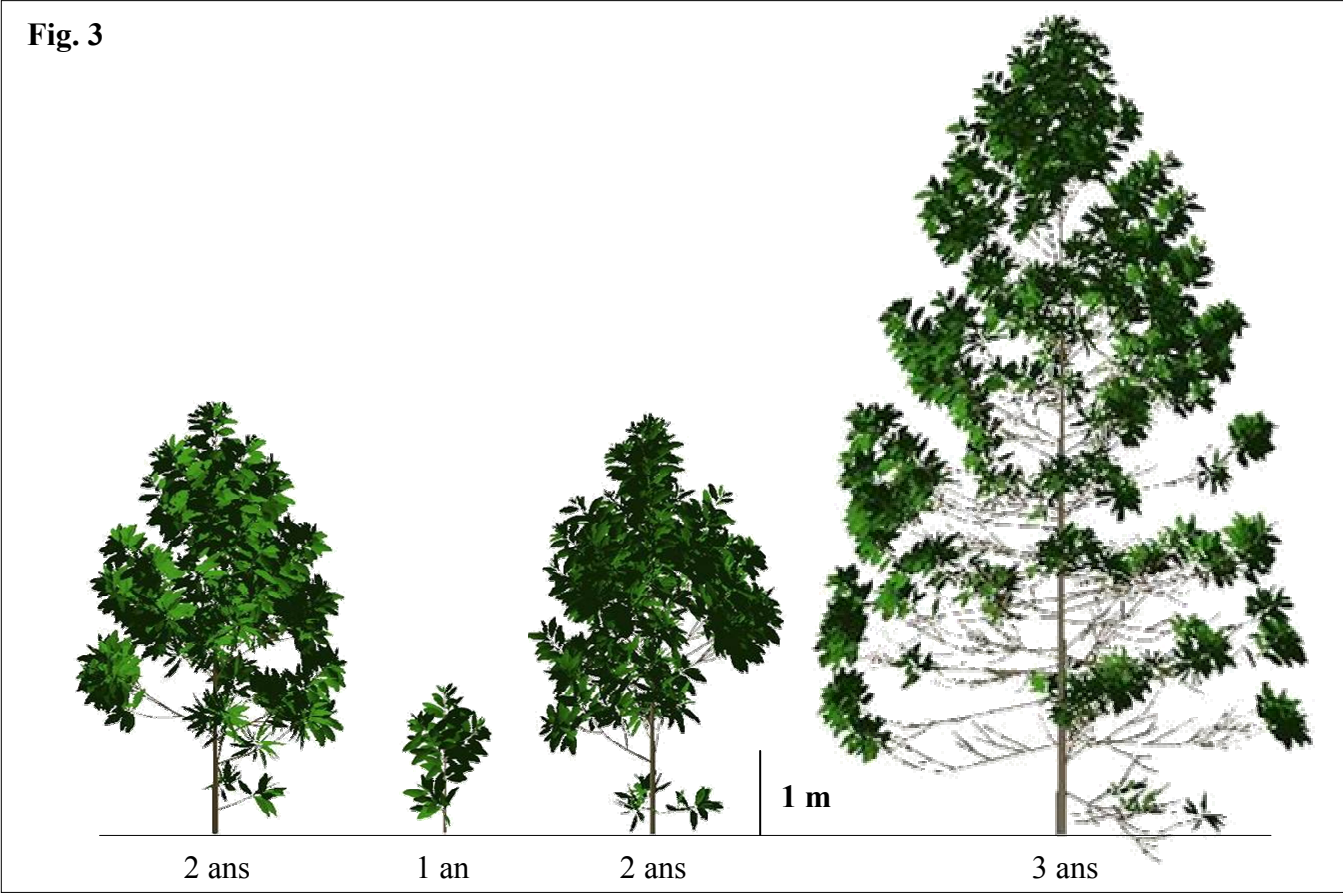


Planche 5-4: Axe de référence et représentations tridimensionnelles d’*Acacia mangium*.

Figure 1 : Représentation de l’axe de référence avec les correspondances établies entre les index de l’axe de référence, les entités constitutives et les symboles géométriques.

Figure 2 : Représentation synthétique d’un Acacia. Les nombres correspondent aux étapes de l’axe de référence et traduisent l’organisation structurale de l’arbre à partir de relations de succession et de parenté.

Figure 3 : Visualisation d’Acacias numériques 3D, âgés de 1, 2 et 3 ans, obtenus par simulation sous AMAPsim. Deux Acacias âgés de 2 ans, issus de 2 graines différentes, ont été représentés afin de montrer la variabilité.

3 Simulation de l'architecture en fonction de l'âge des arbres

3.1 *Acacia mangium*

3.1.1 L'axe de référence

Les observations topologiques et morphologiques réalisées sur l'*Acacia* permettent de construire un axe de référence unique pour cette espèce (pl. 5-4, fig. 1 et 2). Cet axe comporte 10 groupes d'étapes de développement d'« âges physiologiques » différents. Les entre-nœuds de l'axe principal sont caractérisés par le premier groupe allant de l'étape 1 à 300 (pl. 5-4, fig.1). Ainsi le tronc ne dépassera pas 300 entre-nœuds. Deux catégories de branches (A2) ont été décrites sur l'axe principal afin de rendre compte de l'effet de base. Les branches à la base de la couronne ont été définies de l'étape 301 à 600 tandis que les autres branches de l'étape 601 à 1000. Les axes d'ordre 3 portés sur les A2 de la base de la couronne ont été positionnés de l'étape 1001 à 1250 et ceux des branches du dessus de l'étape 1251 à 1500. De l'étape 1501 à 2000 ont été définis les axes d'ordre 4 situés sur les A2 de l'étape 601. Pour chacune des catégories d'axe, de l'ordre 1 à l'ordre 4, ont été attribué des feuilles pour les étapes respectives 2001, 2002, 2003 et 2004. Ceci permet de paramétrer correctement la durée de vie des feuilles selon les catégories d'axes où elles se situent. Cette indexation selon les différentes catégories d'axes permet de rendre compte de la vigueur décroissante de ces axes. Il est possible de réaliser une représentation schématique de l'*A. mangium* basée sur les informations de l'axe de référence et des relations topologiques entre entités (pl. 5-4, fig. 2).

3.1.2 Visualisation des arbres simulés et représentation des scènes virtuelles

Les Acacias ont été simulés à un pas de temps annuel pour 3 années consécutives, 1 an, 2 ans et 3 ans. Les simulations de plantes avec des "nombres-graines" différents permettent de rendre compte de la variabilité de forme des Acacias pour un âge donné et pour des conditions de plantations agroforestières (pl. 5-4, fig. 3).

Pour les 3 âges étudiés, 20 « nombres-graines » ont été simulées et 5 d'entre-elles ont été choisies de manière aléatoire pour créer les scènes virtuelles. Ces scènes correspondent aux situations de plantations étudiées avec un espacement entre arbres de 2 m sur la rangée et 4 m sur l'inter-rang. Les images de synthèse de ces scènes sont présentées à titre d'illustration (Annexe 3, fig. 1).

Fig. 1

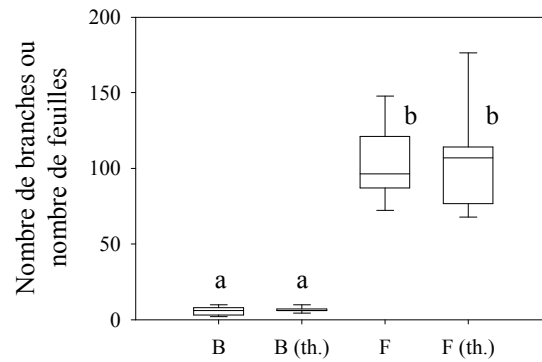


Fig. 2

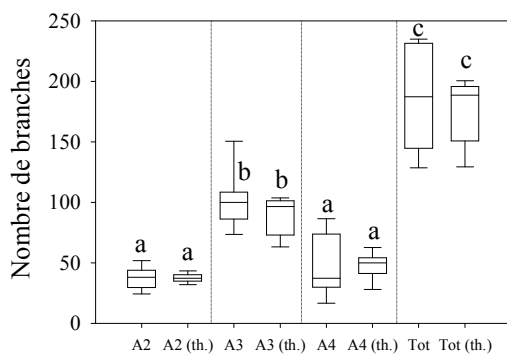


Fig. 3

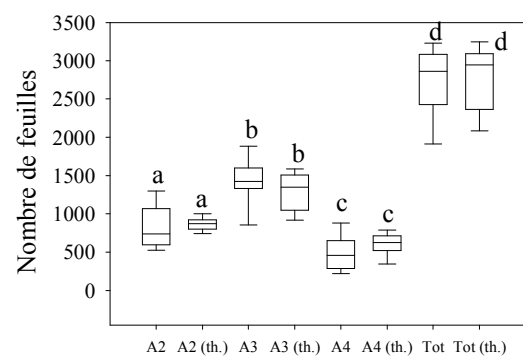


Fig. 4

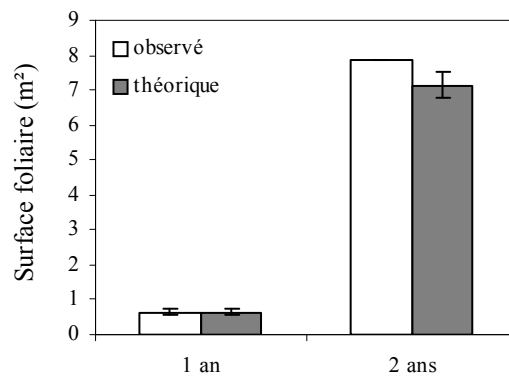


Planche 5-5: Evaluation des représentations tridimensionnelles d'*Acacia mangium*.

Figure 1: Boîtes à moustaches du nombre moyen de branches (B) et de feuilles (F) observé et théorique (th.) pour les arbres âgés de 1 an.

Figure 2: Boîtes à moustaches du nombre de branches observé et théorique (th.) pour les différentes catégories d'axes pour les arbres âgés de 2 ans.

Figure 3: Boîtes à moustaches du nombre de feuilles observé et théorique (th.) pour les différentes catégories d'axes pour les arbres âgés de 2 ans.

Figure 4: Moyenne de la surface foliaire totale observée et théorique pour les arbres âgés de 1 an et de 2 ans.

Fig. 1

Etapes	Entités de la plante	Symboles
1 à 10	Entre-nœuds du tronc	Entre-nœuds
11 à 20	Entre-nœuds des rameaux longs	Entre-nœuds
21 à 30	Entre-nœuds des rameaux courts	Entre-nœuds
99	Feuilles du tronc et partie supérieur des A2	Feuille
100	Feuilles partie basale A2 du côté du tronc	Feuille
101	Feuilles partie basale A2 opposées au tronc	Feuille

Fig. 2

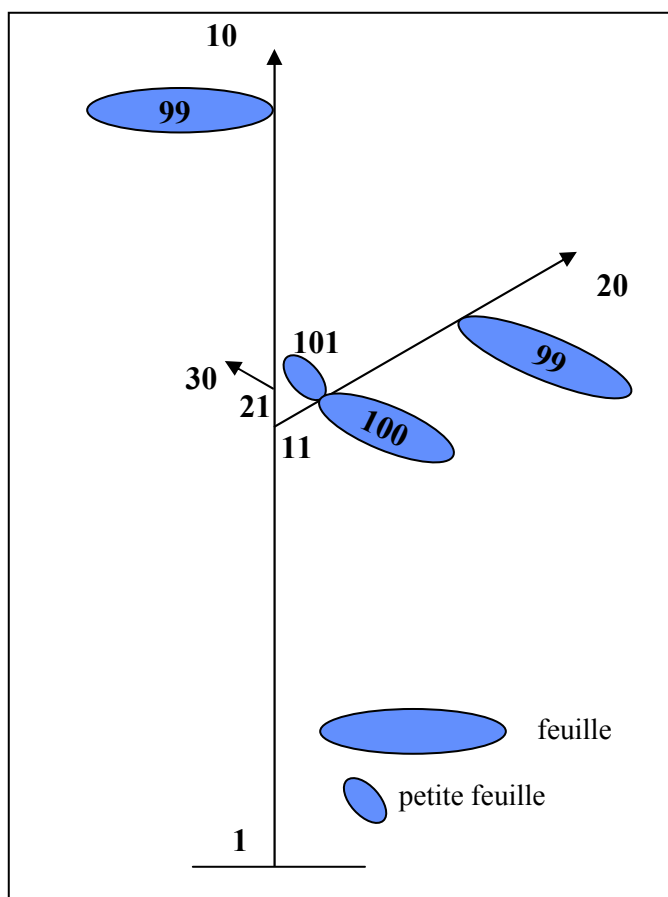


Fig. 3

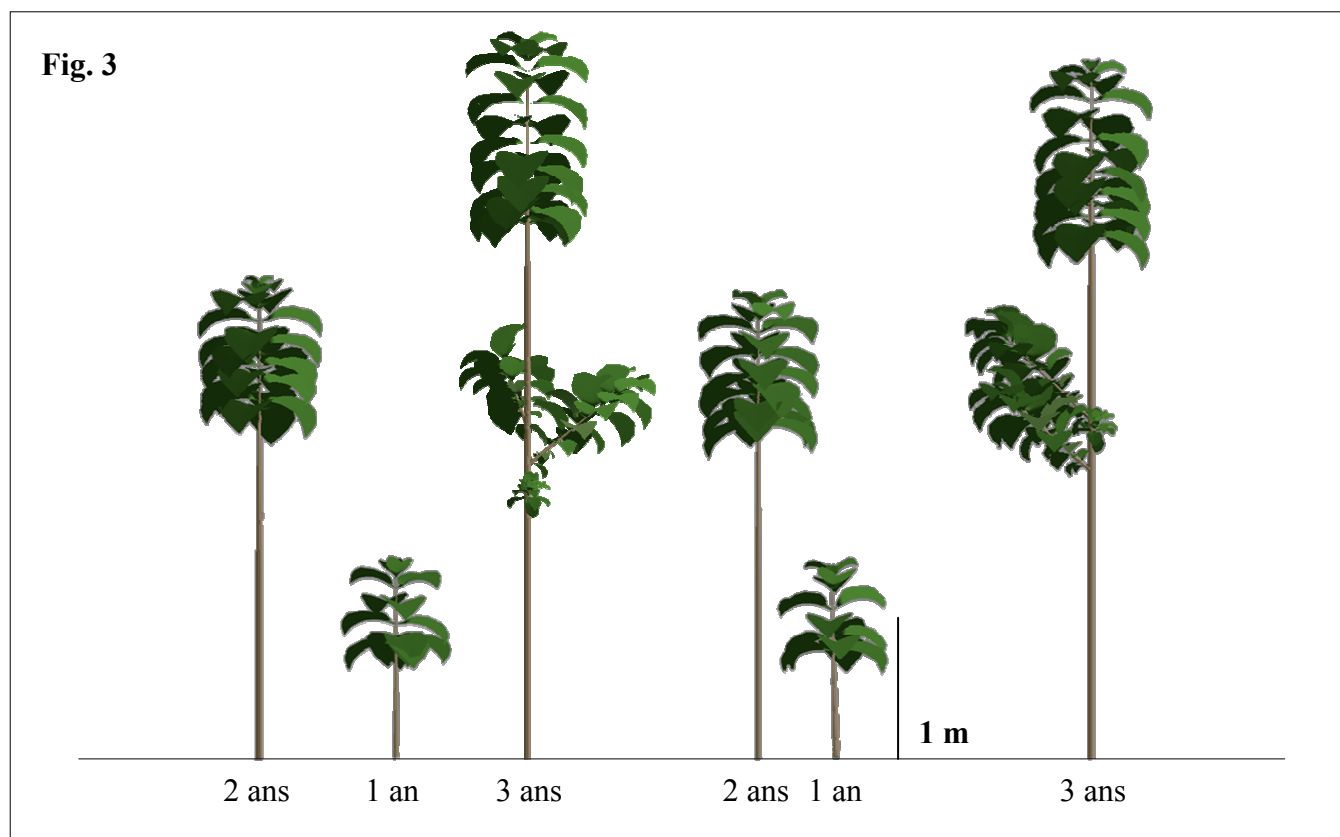


Planche 5-6: Axe de référence et représentations tridimensionnelles de *Tectona grandis*.

Figure 1 : Représentation de l'axe de référence avec les correspondances établies entre les index de l'axe de référence, les entités constitutives et les symboles géométriques.

Figure 2 : Représentation synthétique d'un Teck. Les nombres correspondent aux étapes de l'axe de référence et traduisent l'organisation structurale de l'arbre à partir de relations de succession et de parenté.

Figure 3 : Visualisation de Tecks numériques 3D, âgés de 1, 2 et 3 ans, obtenus par simulation sous AMAPsim. Deux Tecks de chaque âge, issus respectivement de 2 graines différentes, ont été représentés afin de montrer la variabilité.

3.1.3 Evaluation biométrique des Acacias numériques

Les nombres moyens de branches et de feuilles par ordre de ramification chez les arbres âgés de 1 et 2 ans ne montrent aucune différence significative entre les valeurs observées et théoriques (pl. 5-5, fig. 1, 2 et 3). De même, la surface foliaire totale estimée et simulée est similaire pour les arbres âgés de 1 et 2 ans (pl. 5-5, fig. 4).

3.2 *Tectona grandis*

3.2.1 L'axe de référence

Les observations topologiques et morphologiques réalisées sur le Teck permettent de construire un axe de référence unique pour cette espèce (pl. 5-6, fig.1, 2). Cet axe comporte 6 groupes d'étapes de développement d'« âge physiologique » différents. Les entre-nœuds successifs au sein des unités de croissance de l'axe principal sont caractérisés par le premier groupe allant de l'étape 1 à 10. Les rameaux longs portés par le tronc sont définis des étapes 11 à 20 tandis que les entre-nœuds des rameaux courts sont définis par les étapes 21 à 30. Nous avons défini 3 étapes pour caractériser les feuilles, l'étape 99, 100 et l'étape 101. Les feuilles du tronc et de la deuxième moitié supérieure des A2 sont définies à l'étape 99. Les feuilles portées sur les étapes 100 et 101 sont positionnées sur la première moitié des A2. L'étape 100 caractérise les feuilles situées à l'opposé du tronc tandis que les feuilles portées en 101 sont situées du côté du tronc. Ainsi les gradients de taille des feuilles sont respectés.

3.2.2 Visualisation des arbres numériques et représentation des scènes virtuelles

Les Tecks ont été simulés à un pas de temps annuel pour 3 années consécutives : 1 an, 2 ans et 3 ans. Les simulations pour des nombres-graines différents permettent de rendre compte de la variabilité de forme des Tecks à un âge donné dans ses conditions de plantations agroforestières (pl. 5-6, fig. 3).

Pour les 3 âges étudiés, 20 « nombres-graines » ont été simulées et 5 d'entre-elles ont été choisies de manière aléatoire pour créer les scènes virtuelles. Ces scènes correspondent aux situations de plantations étudiées avec un espacement entre arbre de 1 m sur la rangée et 6 m sur l'inter-rang. Les images de synthèse de ces scènes sont présentées à titre d'illustration (Annexe 3, fig. 2).

Fig. 1

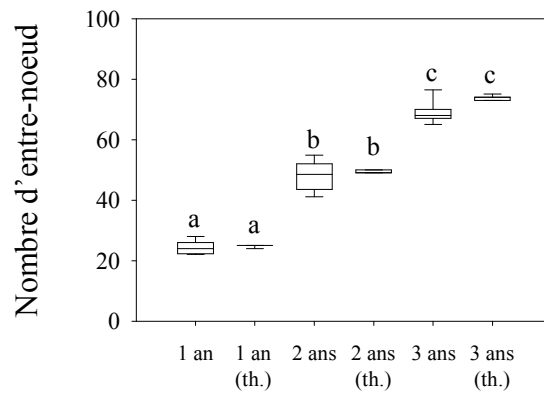


Fig. 2

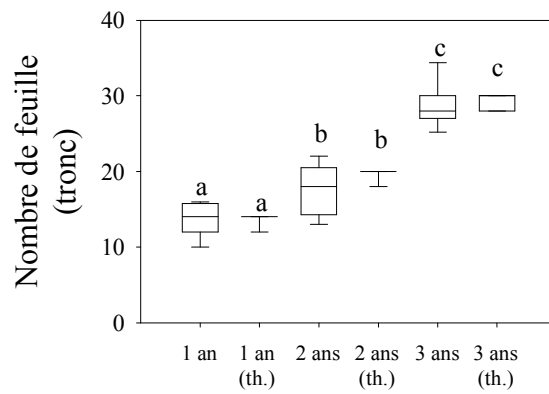


Fig.3

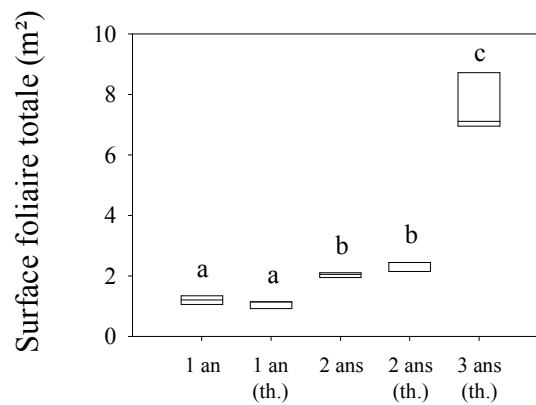


Planche 5-7: Evaluation des représentations tridimensionnelles de *Tectona grandis*.

Figure 1: Boîtes à moustaches du nombre moyen d'entre-nœud observé et théorique (th.) pour les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans.

Figure 2: Boîtes à moustaches du nombre moyen de feuilles observé et théorique (th.) pour les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans.

Figure 3: Boîtes à moustaches de la surface foliaire moyenne observé et théorique (th.) pour les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans.

3.2.3 Evaluation des Tecks numériques

Pour les 3 âges étudiés, les comparaisons des données observées et théoriques pour le nombre d'entre-nœuds, le nombre de feuilles et les surfaces foliaires totales par arbre montrent que les représentations numériques reproduisent correctement les observations (pl. 5-7).

Fig. 1

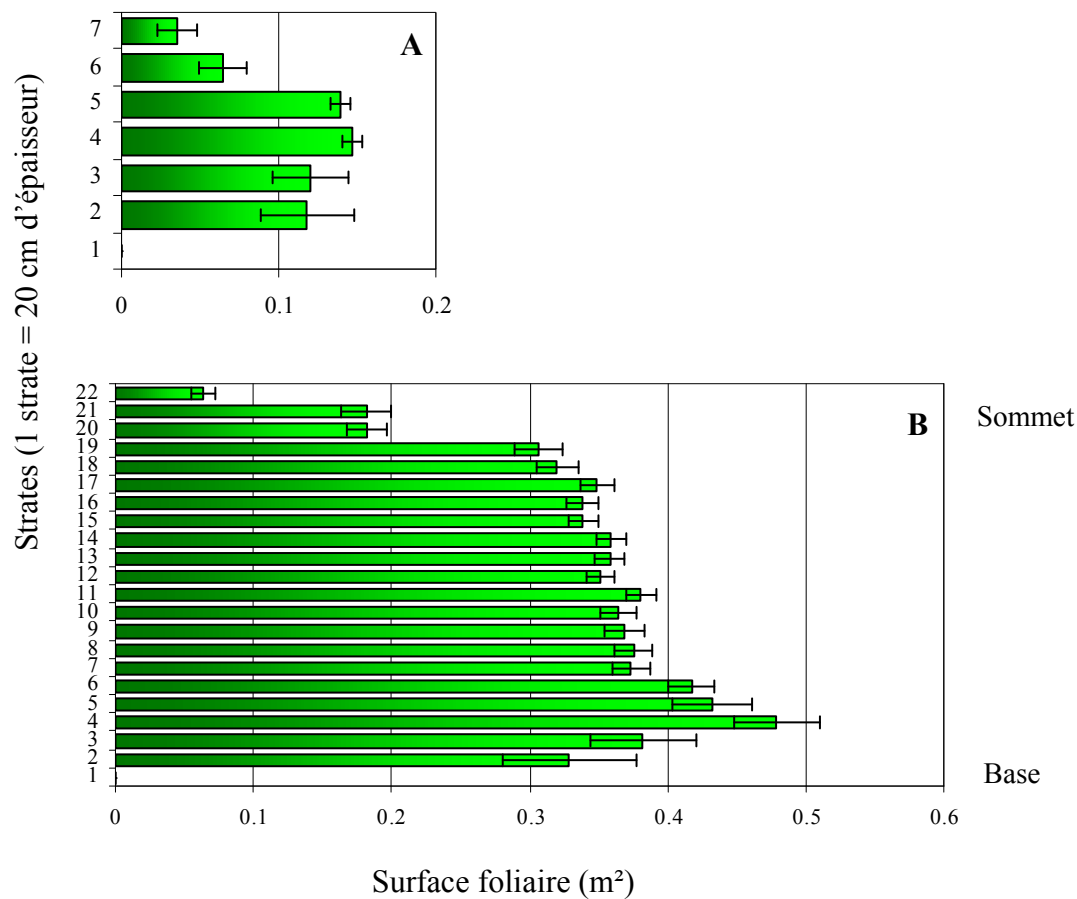


Fig. 2

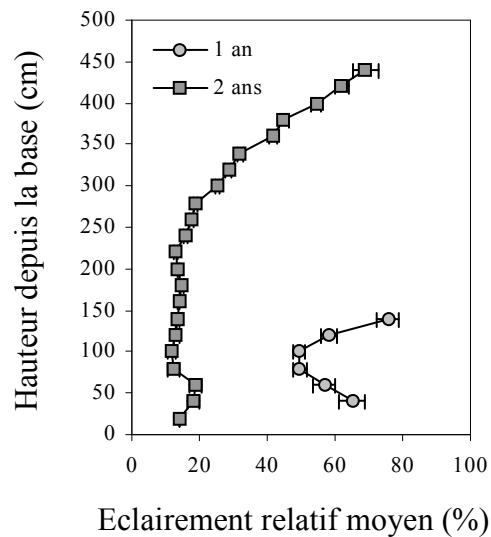


Planche 5-8 : Distribution des feuilles dans la couronne et éclaircissement moyen des feuilles chez *Acacia mangium*.

Figure 1 : Distribution des feuilles selon des strates verticales de 20 cm chez les arbres âgés de 1 an (A) et 2 ans (B).

Figure 2 : Eclaircissement résultant de l'interception d'ordre 1 (ne prenant pas en compte les rediffusions) par rapport au rayonnement incident dans le PAR selon les différentes strates de hauteurs pour les arbres âgés de 1 et 2 ans.

4 Simulation du bilan radiatif dans une sous-parcelle

4.1 *Acacia mangium*

4.1.1 Profil du rayonnement incident transmis

Le découpage de la scène en strates verticales de 20 cm permet de restituer les profils verticaux non seulement de la répartition de la surface foliaire mais aussi de la quantité de lumière interceptée.

Les phyllodes se repartissent sur toute la hauteur des arbres âgés de 1 et 2 ans, à l'exception des 20 premiers centimètres (pl. 5-8, fig. 1). L'éclairement des phyllodes des arbres âgés de 1 an représente 50 à 80% du PPFD⁵ incident (pl. 5-8, fig. 2). Pour les arbres âgés de 2 ans, l'éclairement des phyllodes de la strate supérieure est d'environ 70% du PPFD incident. En dessous, les éclaircissements moyens diminuent progressivement avant de se stabiliser entre 10 et 15% pour les 3 premiers mètres de la couronne.

4.1.2 Lumière transmise sous les couronnes

La comparaison du taux de transmission moyen du rayonnement incident, déterminé à partir des photographies hémisphériques et à partir des simulations sur les scènes virtuelles, indique des valeurs similaires pour les *Acacias* âgés de 2 ans (tab. 5-1). Par contre la simulation sous-estime la lumière transmise sous les *Acacias* âgés de 3 ans par rapport aux photographies hémisphériques.

93.6% du rayonnement incident est transmis sous les plantations agroforestières d'*Acacia* âgé de 1 an. Sur la cartographie des *Acacias* âgés de 1 an, les zones ayant un plus faible taux de transmission se situent directement sous les couronnes des arbres (pl. 5-9, fig. 1). A deux ans, la lumière transmise diminue significativement d'environ 50% comparé aux plantations d'arbres âgés de 1 an. Au niveau de la rangée d'arbres, la lumière transmise au sol atteint en moyenne 30%. Lorsqu'on s'éloigne du rang, la quantité de lumière transmise augmente de manière similaire côté Ouest et côté Est pour atteindre 50% en moyenne au milieu de l'inter-rang (pl. 5-9, fig. 2C).

Pour les plantations agroforestières d'arbres âgées de 3 ans, le pourcentage moyen de la lumière transmise diminue significativement d'environ 30% par rapport à celles des arbres âgés de 2 ans (tab. 5-1). La quasi-totalité de la sous-parcelle reçoit moins de 20% du

⁵ PPFD: PAR Photon Flux Density

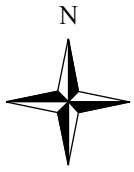


Fig. 1

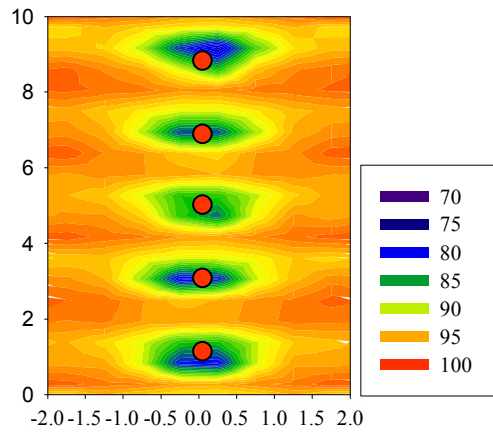
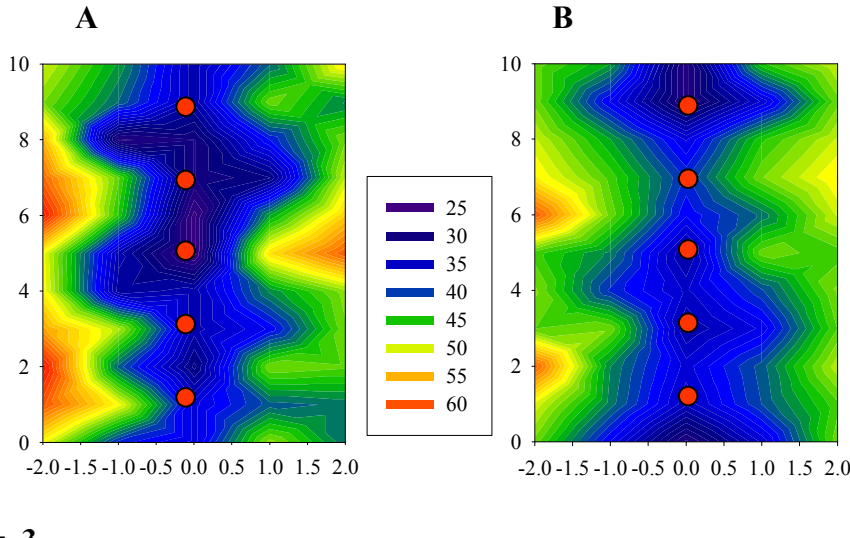


Fig. 2



C

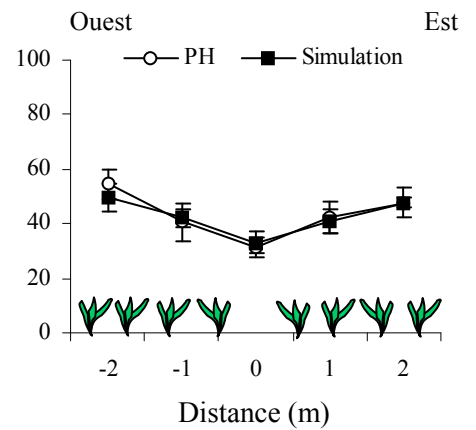
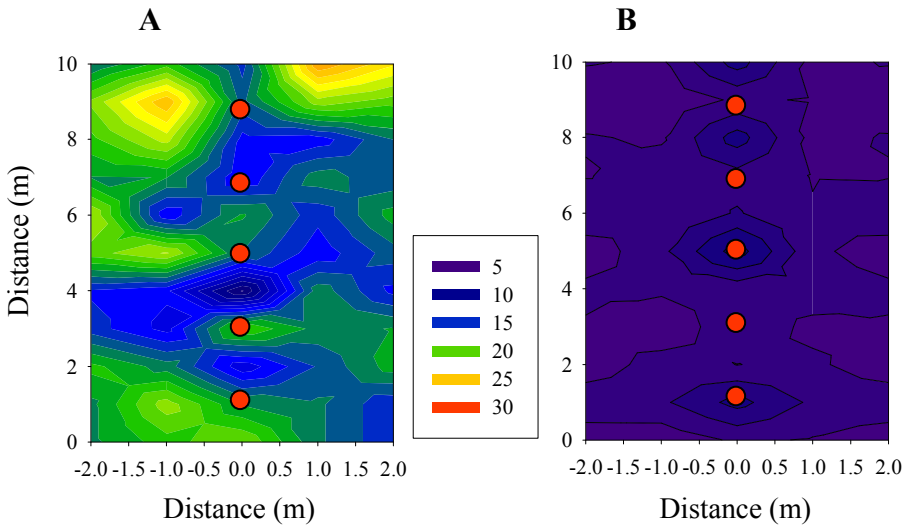


Fig. 3



C

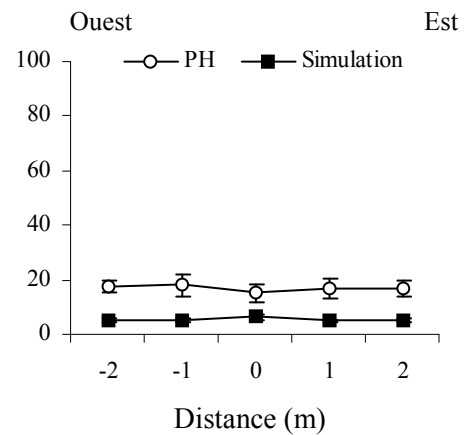


Planche 5-9: Cartographies de la lumière transmise sous les couronnes en fonction de l'âge d'*Acacia mangium*.

Figure 1 : Carte du pourcentage de la lumière transmise simulé sous les couronnes d'*Acacia* âgés de 1 an.

Figure 2 : Cartes du pourcentage de lumière transmise sous les couronnes d'*Acacia* âgés de 2 ans (A) par la méthode des photographies hémisphériques, (B) par la simulation et (C) profil ouest-est du pourcentage de lumière transmise au sol. PH = photographie hémisphérique.

Figure 3 : Cartes du pourcentage de lumière transmise sous les couronnes d'*Acacia* âgés de 3 ans (A) par la méthode des photographies hémisphériques, (B) par la simulation et (C) profil ouest-est du pourcentage de lumière transmise au sol. PH = photographie hémisphérique.

Il est important de noter que les pourcentages de lumière transmise ne sont pas à la même échelle entre les différents âges.

Fig. 1

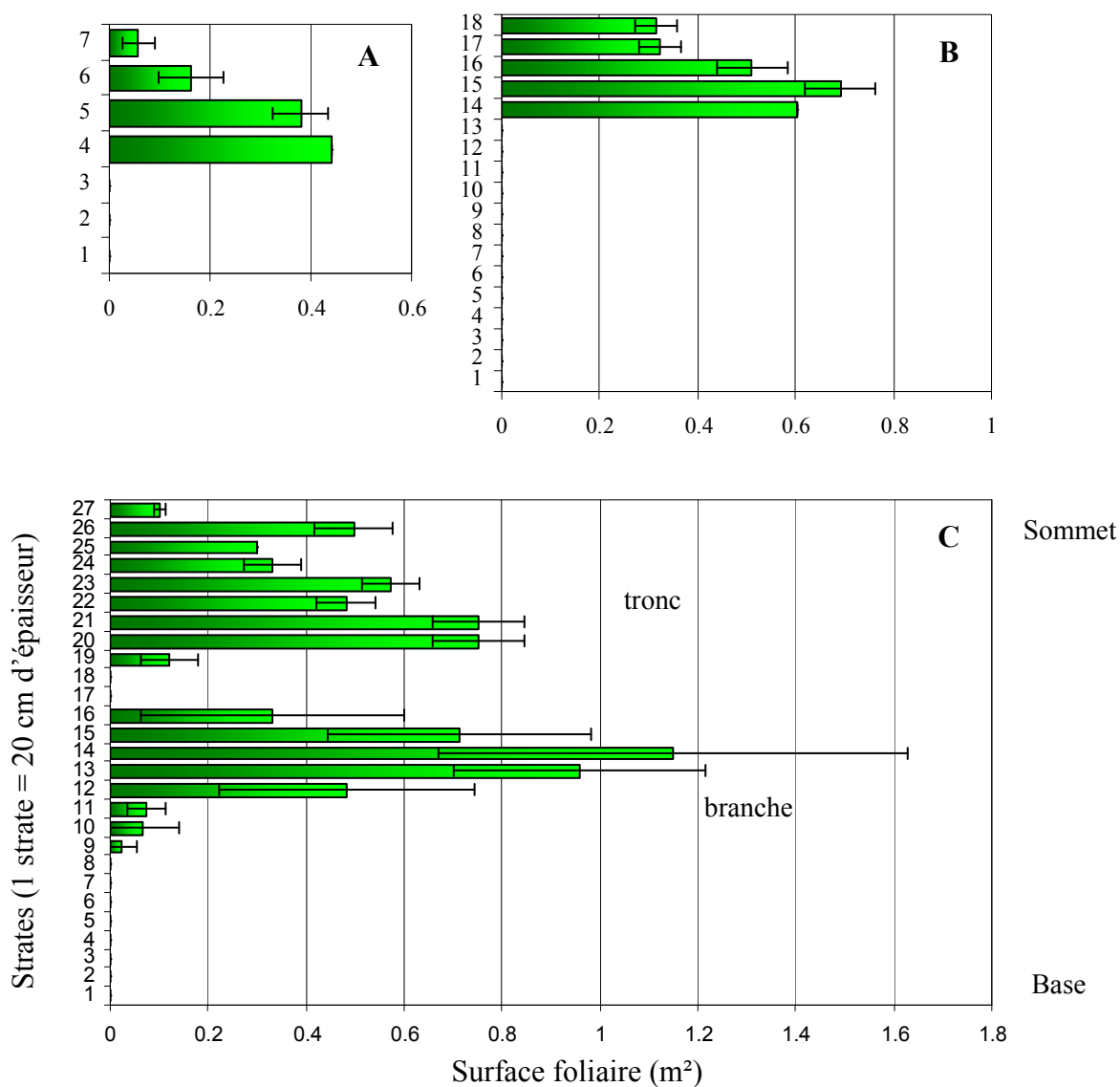


Fig. 2

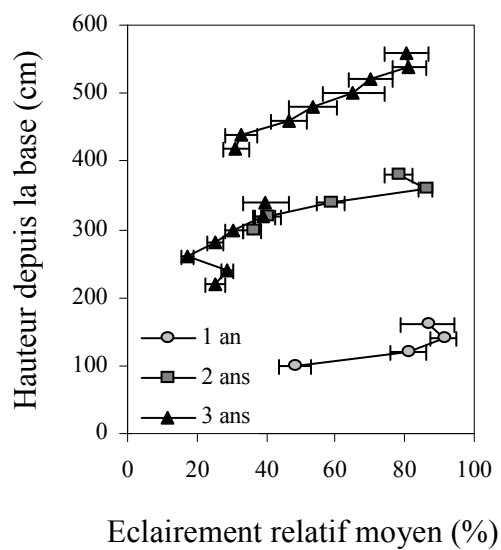


Planche 5-10 : Distribution des feuilles dans la couronne et éclaircissement moyen des feuilles chez *Tectona grandis*.

Figure 1 : Distribution des feuilles selon des strates verticales de 20 cm chez les arbres âgés de 1 an (A), 2 ans (B) et 3 ans (C).

Figure 2 : Eclaircissement résultant de l'interception d'ordre 1 (ne prenant pas en compte les rediffusions) par rapport au rayonnement incident dans le PAR selon les différentes strates de hauteurs pour les arbres âgés de 1, 2 et 3 ans.

rayonnement incident d'après les photographies hémisphériques et moins de 6% d'après simulations (pl. 5-9, fig. 3A, B). La simulation de la lumière transmise sous les couronnes surestime l'ombrage par rapport aux photographies hémisphériques. Le profil de la lumière transmise au sol est similaire pour la rangée d'arbres et pour l'inter-rang (pl. 5-9, fig. 3C).

Tableau 5-1: Pourcentage (moyenne \pm écart type) de la lumière transmise sous les couronnes calculé à partir de photographies hémisphériques (A) et obtenu par simulation sur parcelles virtuelles (B).

	1 an			2 ans			3 ans		
	moyenne	max	min	moyenne	max	min	moyenne	max	min
(A) PH (terrain)	-	-	-	43.9 \pm 10.1 b	63.5	28.9	16.5 \pm 3.7 c	26.7	7.8
(B) Simulation	93.6 \pm 3.8 a	97.9	77.3	41.8 \pm 6.8 b	53.3	25.8	5.2 \pm 1.3 c	11.3	3.1

4.2 *Tectona grandis*

4.2.1 Profil du rayonnement incident

Le découpage de la scène en strates verticales de 20 cm permet de quantifier la répartition verticale des feuilles ainsi que la quantité de lumière interceptée.

Les feuilles du sommet de la couronne reçoivent un éclairage correspondant à environ 90% du PPFD incident. Du fait des ombrages portés, l'éclairage relatif des feuilles diminue pour les strates inférieures de couvert. Chez les Tecks âgés de 1 an, les feuilles des strates inférieures reçoivent un éclairage égal à 50% du rayonnement incident tandis que chez des arbres âgés de 2 et 3 ans (pl. 5-10, fig. 2), les éclairages foliaires des strates inférieures représentent respectivement 35% et 30% du PPFD. Chez les Tecks âgés de 3 ans, la distribution verticale des feuilles peut se décomposer en 2 zones, correspondant aux feuilles de l'axe principal dans la partie supérieure et aux feuilles des axes d'ordre 2 dans la partie basale (pl. 5-10, fig. 1). Les feuilles de ces derniers interceptent entre 40 et 20 % du rayonnement incident. Il faut noter que les valeurs des éclairages des feuilles ont été obtenues à partir des scènes virtuelles toriques et que les feuilles du haut de la couronne font de l'ombrage sur les feuilles du bas pour un même arbre mais aussi pour les arbres voisins.

4.2.2 Lumière transmise sous les couronnes

Les taux de transmission du rayonnement incident déterminés à partir des photographies hémisphériques et obtenus par simulation sur les scènes virtuelles sont similaires, aussi bien pour la parcelle des arbres âgés de 2 ans que pour celle de 3 ans (tab. 5-2). 93.2% de la lumière dans le PAR est transmise sous les couronnes des Tecks âgés de 1 an. A deux ans, la lumière transmise diminue sans toutefois présenter de différences significatives avec les

Fig. 1

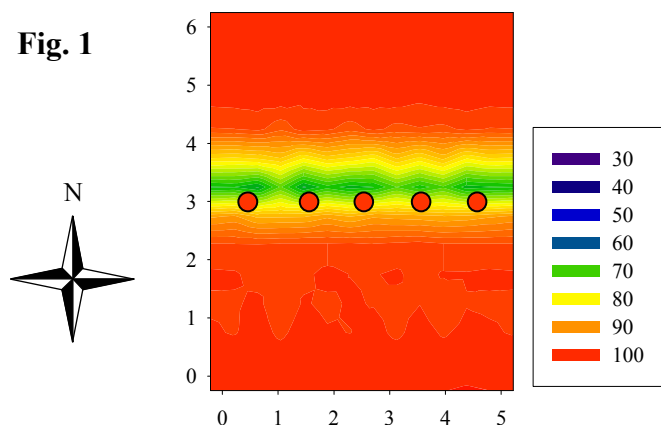


Fig. 2

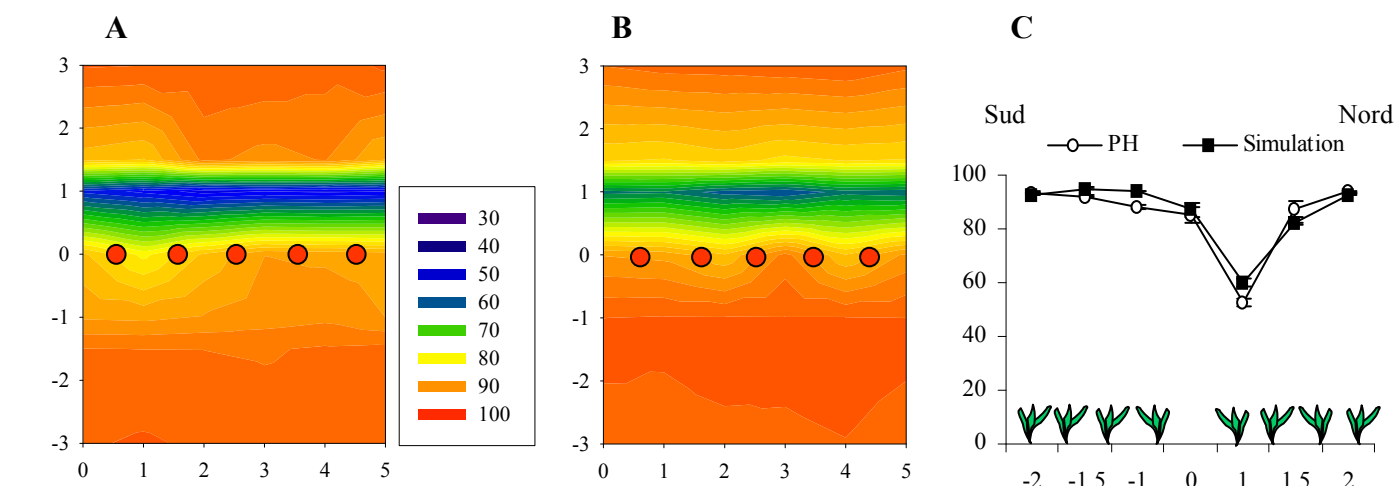


Fig. 3

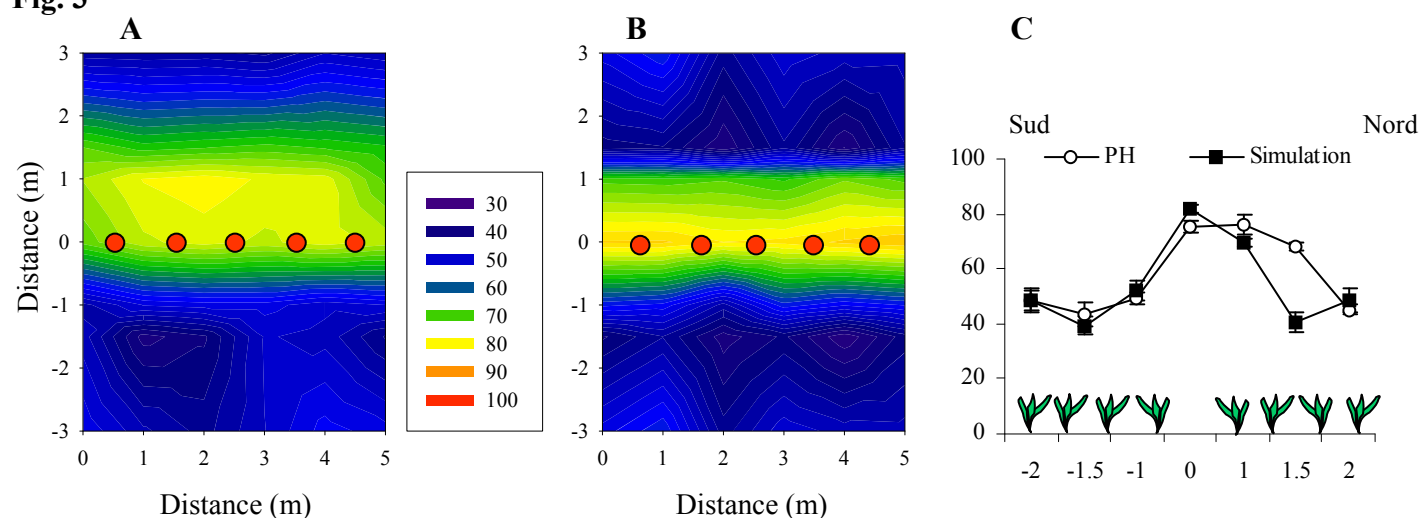


Planche 5-11: Cartographies de la lumière transmise sous les couronnes en fonction de l'âge de *Tectona grandis*.

Figure 1 : Carte du pourcentage de lumière transmise simulé sous les couronnes des arbres âgés de 1 an.

Figure 2 : Cartes du pourcentage de lumière transmise sous les couronnes des arbres âgés de 2 ans (A) par la méthode des photographies hémisphériques, (B) par la simulation et (C) profil Sud-Nord du pourcentage de lumière transmise au sol. PH = photographie hémisphérique.

Figure 3 : Cartes du pourcentage de lumière transmise sous les couronnes des arbres âgés de 3 ans (A) par la méthode des photographies hémisphériques, (B) par la simulation et (C) profil Sud-Nord du pourcentage de lumière transmise au sol. PH = photographies hémisphériques.

plantations de 1 an. Pour les plantations agroforestières d'arbres âgés de 3 ans, le pourcentage moyen de la lumière transmise diminue significativement d'environ 25 à 30%.

Tableau 5-2 : Pourcentage (moyenne \pm écart type) de la lumière transmise sous les couronnes, calculé à partir de photographies hémisphériques (A) et obtenu par simulation sur parcelles virtuelles (B).

	1 an			2 ans			3 ans		
	moyenne	max	min	moyenne	max	min	moyenne	max	min
(A) PH (terrain)	-	-	-	85.4 \pm 13.1 a	94.4	51.1	61.0 \pm 13.1 b	79.2	37.1
(B) Simulation	93.2 \pm 9.3 a	99.3	62.6	84.6 \pm 10.7 a	95.6	60.7	56.4 \pm 14.3 b	84.8	34.4

La comparaison des cartographies résultant des photographies hémisphériques et des simulations indique des motifs de rayonnement transmis similaires pour les arbres âgés de 2 ans et de 3 ans (pl. 5-11). Dans le cas des cartographies des arbres âgés de 1 an et de 2 ans, un fort pourcentage du rayonnement incident est disponible pour la culture associée hormis sur le premier mètre situé à proximité de la rangée d'arbres du côté nord (pl. 5-11, fig. 2C). Les cartographies ont été obtenues pour les conditions radiatives de novembre 2003. L'étude des cartographies des arbres âgés de 3 ans réalisées pour juillet 2004 indique un profil de distribution de la lumière complètement différent par rapport aux cas précédents. En effet, l'inter-rang est très ombragé et globalement plus dans sa partie sud (pl. 5-11, fig. 3C). Dans le cas des photographies hémisphériques la zone recevant le plus de lumière est plus étendue que pour les simulations. Le profil de lumière transmise au sol indique une sous estimation dans le cas des simulations pour la partie Nord de l'inter-rang (pl. 5-11, fig. 3C). A défaut de description des arbres environnants (seuls les 5 arbres choisis pour les photographies hémisphériques ont été décrits) les photographies ont permis de souligner que la rangée d'arbres au Nord était caractérisée par des arbres plus petits et d'autres avec moins de feuilles sur le tronc comparativement à la rangée située au sud, alors que dans le cas des simulations les 5 mêmes arbres sont dupliqués dans les 4 directions de la scène. Ceci peut alors expliquer les écarts du pourcentage de lumière transmise au sol.

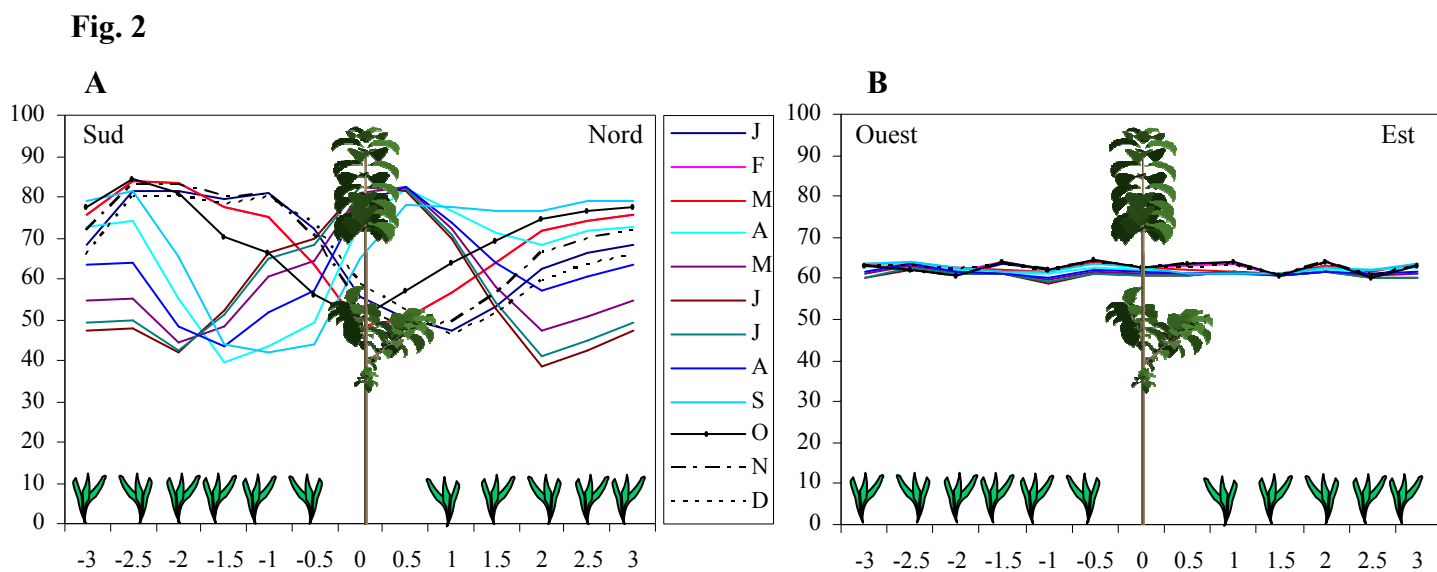
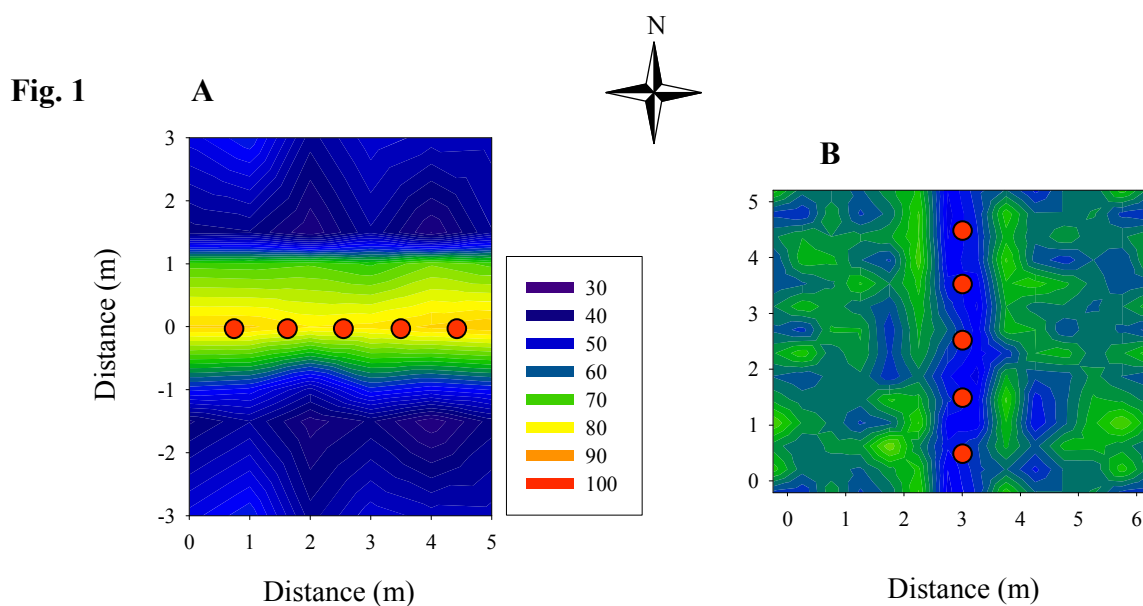


Planche 5-12: Représentations tridimensionnelles des *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

Figure 1: Cartes du pourcentage de lumière transmise simulé pour (A) une orientation Est-Ouest et (B) Nord-Sud des rangées d'arbres âgés de 3 ans.

Figure 2: Profils (A) sud-nord et (B) est-ouest du pourcentage de lumière transmise pour chaque mois de l'année.

4.3 Evaluation de différents dispositifs de plantations

4.3.1 Effet de l'espacement des arbres chez *Acacia mangium*

Le tableau 5-3 récapitule le pourcentage de rayonnement transmis sous les couronnes pour différents espacements d'arbres testés.

Tableau 5-3 : Pourcentage (moyenne \pm écart type) de lumière transmise sous les couronnes pour la même journée et pour différents espacements d'arbres dans le rang (R) et l'inter-rang (IR). Le nombre d'arbres par hectare est indiqué pour chaque espacement de plantation.

R*IR	n/ha	1 an			2 ans			3 ans		
		moyenne	max	min	moyenne	max	min	moyenne	max	min
2*4	1250	93.2 \pm 9.3	99.3	62.6	41.8 \pm 6.8	53.3	25.8	5.2 \pm 1.3	11.3	3.1
4*4	625	96.8 \pm 2.9	99.7	83.5	64.6 \pm 7.1	78.1	44.9	18.9 \pm 3.2	27.2	11.5
2*6	833	95.9 \pm 3.8	99.5	80.9	58.4 \pm 9.9	73.3	35.4	15.7 \pm 4.3	24.6	8.1
4*6	400	98.1 \pm 2.3	99.7	90.3	75.4 \pm 6.5	83.4	54.7	33.5 \pm 4.2	42.5	24.6
6*6	256	98.4 \pm 2.1	100	90.2	83.6 \pm 10.3	98.3	55.1	51.4 \pm 18.2	86.2	25.5

4.3.2 Effet de l'orientation des rangées d'arbres chez *Tectona grandis*

La cartographie du rayonnement sous la plantation agroforestière de Tecks âgés de 3 ans, simulée pour le mois de juillet, met en évidence un taux de transmission plus fort au niveau de la rangée d'arbres par rapport à l'inter-rang où le taux d'ombrage est supérieur (pl. 5-12, fig. 1 A). Les simulations réalisées pour chaque mois de l'année, pour la même scène virtuelle, indiquent une forte hétérogénéité de la distribution de la lumière disponible dans l'inter-rang (pl. 5-12, fig. 2A). La « bande de lumière » se retrouve décalée, au Nord, au Sud ou au niveau de la rangée d'arbres, selon le mois de l'année.

En modifiant l'orientation de la rangée des arbres âgés de 1 an, 2 ans et de 3 ans, le pourcentage moyen de lumière transmise est similaire pour les 3 âges (tab. 5-4). Toutefois, les écarts-types sont fortement diminués lorsque les rangées d'arbres sont orientées Nord-Sud.

Tableau 5-4 : Pourcentage (moyenne \pm écart type) de lumière transmise sous les couronnes calculé à partir des photographies hémisphériques (A), des simulations (B) et les modifications de l'orientation des rangées d'arbres (C).

	1-y-old			2-y-old			3-y-old		
	moyenne	max	min	moyenne	max	min	moyenne	max	min
(A) PH (terrain)	-	-	-	85.4 \pm 13.1 a	94.4	51.1	61.0 \pm 13.1 b	79.2	37.1
(B) Simulation	93.2 \pm 9.3 a	99.3	62.6	84.6 \pm 10.7 a	95.6	60.7	56.4 \pm 14.3 b	84.8	34.4
(C) Orientation	93.9 \pm 5.6 a	99.7	78.4	81.6 \pm 4.8 a	89.7	66.5	60.8 \pm 4.3 b	71.5	51.2

La cartographie du rayonnement sous des Tecks âgés de 3 ans souligne effectivement une forte modification de la distribution de la lumière au sol lorsque les rangs d'arbres sont orientés Nord-Sud (pl. 5-12, fig. 1). Les inter-rangs situés à l'Est et à l'Ouest de la rangée

Fig. 1

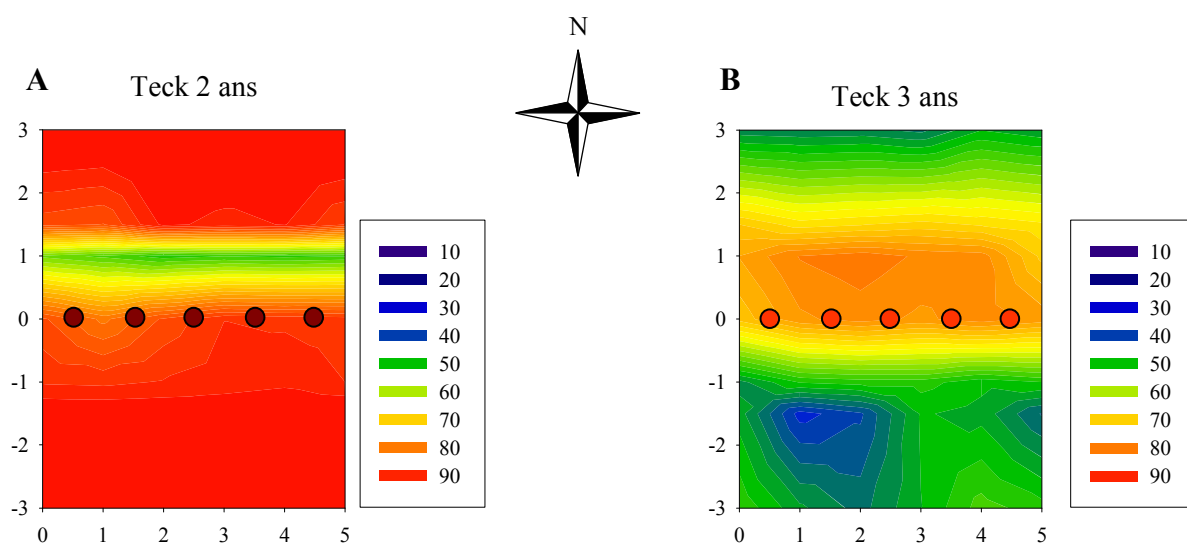


Fig. 2

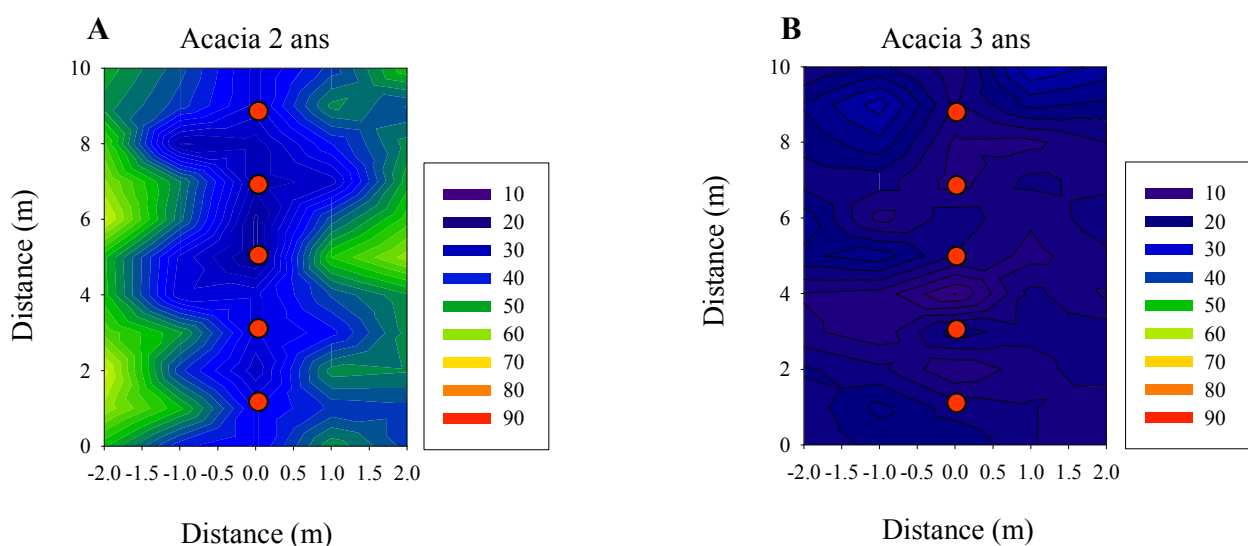


Planche 5-13: Comparaison de la lumière transmise sous les couronnes d'*Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

Figure 1 : Cartographies du pourcentage de lumière transmise sous les couronnes de Tecks âgés de 2 ans (A) et de 3 ans (B) par la méthode des photos hémisphériques.

Figure 2 : Cartographies du pourcentage de lumière transmise sous les couronnes d' Acacias âgés de 2 ans (A) et de 3 ans (B) par la méthode des photos hémisphériques.

d'arbres ont une distribution similaire de la lumière transmise. De plus, les simulations réalisées pour les différents mois de l'année montrent une homogénéisation de la distribution de la lumière transmise au sein de la sous-parcelle d'étude pour toutes les dates (pl. 5-12, fig. 2B).

5 Synthèse et comparaison des 2 espèces

Les plantations agroforestières d'Acacia (2*4 m) et de Teck (1*6 m) âgés de 1 an ne présentent pas de différence en ce qui concerne le pourcentage de lumière disponible pour la culture associée (tab. 5-5). Agées de 2 ans, les plantations agroforestières de Tecks transmettent environ 2 fois plus de lumière dans le domaine du PAR que celles d'Acacia. L'écart s'accroît pour les parcelles âgées de 3 ans avec environ 3 fois plus de lumière transmise dans le cas du Teck. Les Acacias dans la plantation agroforestière étudiée interceptent jusqu'à 75% de la lumière tandis que les Tecks interceptent environ 40 à 45%.

Tableau 5-5 : Pourcentage (moyenne \pm écart type) de lumière transmise sous les couronnes calculé à partir des photographies hémisphériques (PH) et les simulations (S) pour *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.

		1 an			2 ans			3 ans		
		moyenne	max	min	moyenne	max	min	moyenne	max	min
<i>A. mangium</i>	PH	-	-	-	43.9 \pm 10.1 bx	63.5	28.9	16.5 \pm 3.7 cz	26.7	7.8
	S	93.2 \pm 9.3 ax	99.3	62.6	41.8 \pm 6.8 bx	53.3	25.8	5.2 \pm 1.3 cz	11.3	3.1
<i>T. grandis</i>	PH	-	-	-	85.4 \pm 13.1 ay	94.4	51.1	61.0 \pm 13.9 bz	79.2	37.1
	S	93.6 \pm 3.8 ax	97.9	77.3	84.6 \pm 10.7 ay	95.6	60.7	56.4 \pm 14.3 bz	84.8	34.4

Les cartographies de la distribution de la lumière sous couronnes d'Acacia âgés de 1 an montrent que l'ombrage est localisé directement sous les couronnes des arbres plantés lorsque les rangées sont orientées Nord-Sud (pl. 5-13). Pour les Tecks, dont les rangées d'arbres ont une orientation Est-Ouest, l'ombrage simulé forme une bande homogène d'environ 1 mètre au Nord de la rangée. Avec la croissance des Tecks, la bande d'ombrage s'élargit dans l'inter-rang alors que, pour l'Acacia, la zone d'ombrage est plus intense et s'élargit en fonction de l'extension latérale des couronnes. Pour les plantations agroforestières âgées de 3 ans, les Acacias obstruent complètement le passage de la lumière à la fois dans le rang et l'inter-rang tandis que pour les Tecks la transmission de la lumière reste localisée dans la rangée et la partie Nord de l'inter-rang à proximité des arbres sur la journée étudiée.

Chapitre 6 : Discussion générale

Au cours de ce travail, nous avons utilisé l'analyse architecturale pour caractériser les modalités de croissance et de ramification chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*, afin d'en dégager leur séquence de développement. En parallèle, des mesures réalisées sur différentes entités biologiques (organes foliaires, entre-nœuds, unité de croissance, axes) nous ont permis non seulement de quantifier et de caractériser la dynamique de croissance de ces 2 espèces mais aussi d'obtenir tous les paramètres topologiques et géométriques nécessaires pour simuler leur croissance. Les représentations tridimensionnelles à des âges différents ont été le point de départ pour simuler la lumière transmise sous les couronnes, et par conséquent disponible pour la culture associée, à partir de scènes virtuelles. L'étude de quelques dispositifs de plantation nous permet de proposer des améliorations de plan d'aménagement des parcelles agroforestières.

Dans une première partie nous discuterons des modalités de croissance et de ramification des 2 espèces étudiées et nous confronterons nos résultats avec d'autres espèces. La seconde partie se focalisera sur la notion de « phase d'établissement » où nous tenterons d'aborder en parallèle les gradients au niveau des axes mais aussi au niveau des organes foliaires. Nous chercherons par la suite à apporter une signification fonctionnelle des résultats via l'étude des caractéristiques foliaires, selon la position dans la couronne et l'âge de la feuille, réalisées au cours de ce travail et l'apport de relations fonctionnelles établies par des travaux précédents. Au cours de la cinquième partie, nous définirons les différentes stratégies développées par ces 2 espèces pour optimiser l'interception de la lumière. Puis nous terminerons sur les variabilités de la transmission du rayonnement sous les couronnes et des pratiques agroforestières.

1 Modalités de croissance et de ramification

1.1 Croissance continue/rythmique et la ramification rythmique

Au cours des premières années de croissance, le teck est caractérisé par une croissance et une ramification rythmique. Cette rythmicité est très répandue chez les plantes ligneuses des zones tempérées où la période hivernale entraîne un repos dans l'allongement par le développement d'un bourgeon. Sous les tropiques, de nombreuses espèces se développent également de manière rythmique révélée par l'existence d'un ralentissement ou d'un arrêt de croissance

(Hallé et Oldeman, 1970; Edelin, 1984; Sanoja, 1992; Comte, 1993). Cette croissance rythmique est visible soit par des marqueurs morphologiques : présence d'entre-nœuds plus courts, feuilles plus petites ou en écailles soit par un suivi de l'allongement si aucun marqueur morphologique n'est visible. D'après Comte (1993), l'existence d'un ralentissement ou d'un arrêt de croissance n'est que le résultat d'un rapprochement ou d'un éloignement plus ou moins important du dégagement des entre-nœuds successifs. Chez le Teck, la rythmicité est visible par des entre-nœuds plus courts que ce soit pour l'axe principal dont l'apex ne forme pas de bourgeons écailleux ou sur les branches où des bourgeons écailleux sont présents.

A la suite de la première inflorescence en position terminale sur l'axe principal, le développement se poursuit par l'empilement de modules successifs. Ce type d'architecture a été décrit entre autres par Comte (1993) chez *Leandra rufescens*, Melastomaceae, un arbuste de sous-bois, où la poursuite de la croissance monopodiale, suite au développement d'une inflorescence en position terminale, est réalisée par l'empilement de relais post-inflorescentiel dichasial ou monochasial.

Le passage d'une croissance monopodiale à sympodiale a des conséquences majeures puisque l'inflorescence terminale entraîne non seulement un arrêt de l'allongement du tronc, mais aussi le développement d'une large couronne composée de nombreux axes relais qui augmentent l'interception de la lumière. Ainsi pour obtenir une longue bille peu ramifiée, il est intéressant de sélectionner des variétés qui fleurissent et qui se ramifient tardivement et dont le nombre de branches par unité de croissance est réduit. Effectivement plus la floraison et la ramification sont tardives plus la bille est longue et moins ramifiée. Si les branches apparaissent tardivement et en faible quantité alors les feuilles seront moins nombreuses et meilleure sera la transmission de la lumière.

Contrairement au Teck, l'*A. mangium* a une croissance continue pour tous ses axes. La ramification immédiate, potentiellement continue sur le tronc, s'organise en zones. La croissance rythmique est généralement associée à une organisation rythmique de la ramification et la croissance continue des axes est associée à une répartition continue ou diffuse des branches (Hallé *et al.* 1978). Ce dernier cas est observé chez *Eucalyptus saligna* (Coudurier *et al.*, 1994). Cependant, la croissance rythmique des axes peut être associée à une ramification continue comme chez *Shorea stenoptera* et *S. mecistopterix* (Edelin, 1984). La croissance continue des axes, associée à une organisation rythmique de la ramification, comme chez *A. mangium*, est observée également chez *Rhizophora mangle*, Rhizophoraceae (Gill et Tomlinson, 1971) ou chez *Cecropia obtusa*, Cecropiaceae (Heuret *et al.*, 2002). Chez

Acacia auriculiformis, Edelin (1984) a observé également que le tronc monopodial se ramifie plusieurs fois par an de manière rythmique et immédiate. Chez l'*A. mangium* la rythmicité de la ramification est due à un élagage naturel des petits axes à développement immédiat. Alors que chez *A. auriculiformis*, une alternance de zones de rameaux et de zones de bourgeons latents compose les axes. Ce même phénomène a été observé sur les branches basales d'*A. mangium*. Ainsi, la description *a posteriori* des axes principaux de ces 2 espèces d'*Acacia* indique des modalités de ramification identiques alors que temporellement le processus est différent.

Chez *Cecropia obtusa*, l'organisation des branches en zones successives présente une régularité annuelle (Heuret *et al.*, 2002). D'après ces auteurs, cette régularité pourrait être influencée non seulement par les conditions climatiques mais pourrait aussi dépendre de la vitesse de croissance. La saisonnalité entraîne des modifications dans le rythme d'émission des entre-nœuds avec un plastochrone court en saison des pluies et un plastochrone long en saison sèche chez *Rhizophora mangle* (Gill et Tomlinson, 1971). La ramification immédiate s'organise sur une zone précise qui correspond au moment où la vitesse d'allongement (ou rythme d'émission des nœuds) est la plus élevée (Lauri et Costes, 1995; Sabatier et Barthélémy, 1999). Chez *A. mangium*, le suivi de croissance réalisé pendant 45 jours au cours de la saison sèche a permis d'identifier un rythme d'émission des entre-nœuds régulier avec 1 nœud émis tous les 4 jours. Reporté sur l'année, le nombre de nœuds émis est de 91. Or, pour les Acacias âgés de 1 an, mesurés la première année en 2003, le nombre moyen d'entre-nœuds est de 52 et l'année suivant, en 2004, ces mêmes arbres âgés de 2 ans sont caractérisés par 159 entre-nœuds en moyenne. 108 nœuds ont été émis, en moyenne, en une année. Le décalage entre le nombre de nœuds réellement mis en place sur une année et l'estimation via le suivi de croissance peu s'expliquer par un plastochrone et un taux d'extension des entre-nœuds plus faible au cours de la saison sèche comparé aux valeurs de la saison des pluies sans que la longueur des entre-nœuds ne soit affectée.

Toutefois, sachant que les arbres âgés de 1 an sont caractérisés par 2 à 3 étages et ceux âgés de 2 ans par 7 à 8 étages de branches il est par conséquent difficile de faire un lien entre modalités de ramification et saisonnalité.

De plus, les entre-nœuds successifs des axes principaux montrent des oscillations de leurs longueurs sans marquer de ralentissement pouvant être lié à la saisonnalité. Comte (1993) a mis en évidence chez *Lacistema aggregatum*, Lacistemataceae, des périodes de croissance et de repos alors qu'aucune fluctuation de la longueur des entre-nœuds n'était visible. Ainsi, aucun marqueur structurel de rythmicité n'apparaît, seulement un marqueur temporel peut être

défini. Sachant que dans la partie terminale de l'axe principal tous les axillaires se développent en petit axe immédiat alors le taux d'allongement du nœud n'aurait a priori pas d'impact.

1.2 Ramification à développement différé

Chez l'*Acacia*, contrairement aux rameaux à développement immédiat, les rameaux à développement différé ne présentent pas d'organisation particulière sur les axes. Ceux-ci se développent de la partie distale jusqu'à la partie proximale des branches basses. Ils se développent à partir de bourgeons latents présents sur des structures âgées. Ils se développent sur les axes d'ordre 2 et d'ordre 3 mais n'ont jamais été observé sur le tronc jusqu'à des arbres âgés de 6-7 ans. Ces derniers se distinguent des rameaux à développement immédiat par leur morphologie. La différence de couleur de l'écorce, la présence d'un bourrelet à la base, la différence de diamètre ou l'angle d'insertion sont des critères morphologiques couramment observés pour distinguer de manière non destructive les rameaux différés des rameaux séquentiels de nombreuses espèces (Nicolini, 1997; Ishii et Wilson, 2001; Nicolini *et al.*, 2003). Les rameaux différés chez l'*Acacia mangium* se différencient des rameaux à développement immédiat également par un premier entre-nœud très court, un profil des longueurs successives des entre-nœuds différent et des phyllodes de petite taille et horizontaux.

Les rameaux différés appelés aussi « rejets », « rameaux épicorniques », « gourmands » ou « rameaux tardifs » ont été très largement étudiés chez des espèces tempérées (Ishii et Ford, 2001; Nicolini *et al.*, 2001; Ishii *et al.*, 2002; Burrows *et al.*, 2003; Deal *et al.*, 2003) mais très peu étudiés chez les espèces tropicales (Dodet, 2003; Nicolini *et al.*, 2003). Le développement de rameaux différés sur le tronc s'observe suite à une éclaircie (Strong et Erdmann, 2000; Deal *et al.*, 2003) ou suite à un élagage des branches basses de la couronne (O'Hara et Valappil, 2000). Ces deux pratiques ont occasionné une augmentation de la quantité de lumière. Cependant les rameaux différés apparaissent aussi lorsque les arbres sont dans des conditions de croissance défavorables où les axes ont une croissance primaire et secondaire très lente comme c'est le cas chez *Fagus sylvatica* (Nicolini *et al.*, 2001) ou *Dicorynia guianensis* (Nicolini *et al.*, 2003). Chez *Tachigali melinonii*, Caesalpiniaceae, l'apparition de rejets n'est pas associé à une diminution de la croissance des axes mais s'accompagne d'une diminution du nombre de feuilles et de la surface foliaire de l'axe (Dodet, 2003). Dans le cas

de l'*Acacia mangium*, les rameaux à développement différé se développent sur des branches en fin de vie alors que les axes séquentiels présentent de plus en plus de mort d'apex.

Chez de vieux *Pseudotsuga menziesii*, Pinaceae, Ishii *et al.* (2001, 2002) ont observé le même phénomène d'envahissement des vieilles branches par des rameaux différés. Ces derniers se forment dans la partie distale des branches de la couronne supérieure et dans la partie proximale des branches de la couronne médiane et inférieure. Dans le cas du Hêtre, les rameaux tardifs sont également présents sur les branches les plus basses de la jeune couronne où la majorité des axes latéraux initiaux sont élagués (Nicolini, 1997) alors que chez l'*Acacia mangium* les rameaux différés se développent sur le même nœud que les rameaux à développement immédiat morts qui persistent sur les branches.

La production de ces rameaux différés est un mécanisme important pour le maintien de la productivité et de la longévité des branches basales (Ishii et Ford, 2001). Ces rameaux tardifs conduisent également au renouvellement et au maintien du feuillage dans la partie basale et centrale de la couronne. De part la disposition horizontale des phyllodes, les rameaux tardifs induisent alors une interception lumineuse supplémentaire.

Les rameaux différés peuvent également se développer suite à un traumatisme. Nous avons vu chez l'*Acacia mangium* que, suite à une mortalité au sommet de l'axe principal, un ou deux rameaux différés ou plus se développent pour poursuivre la croissance. Ainsi, certains arbres peuvent avoir des formes dites « en candélabre » sans différenciation d'un tronc unique. La section aplatie et souple de la partie terminale des axes entraîne une fragilité de ces derniers. Les axes se cassent par phénomène de frottement ou par fort vent. D'après Olivier Montuuis (comm. pers.), un déficit hydrique, lors de la période de sécheresse, au niveau du méristème apical provoque sa nécrose. En Côte d'Ivoire, l'*A. mangium* est très sensible aux embruns qui provoquent des brûlures de l'appareil foliaire et aussi la destruction de la partie terminale de l'axe principal. Les arbres réagissent en émettant plusieurs axes relais (Dupuy et N'Guessan Kanga, 1990). Ce phénomène de répétition entraîne une augmentation rapide du nombre de feuilles et un impact négatif non seulement sur la transmission de la lumière mais aussi sur la qualité du bois.

1.3 Conclusion

Pour ces deux espèces qui ont un fort intérêt forestier et agroforestier, la connaissance de leur croissance et de leur développement est un atout important pour permettre non seulement d'améliorer la qualité du bois mais aussi d'associer des cultures sur du plus long terme.

2 Phase d'établissement

2.1 Evolution des entités caulinaires

L'étude architecturale a permis de décrire précisément les différentes modalités d'installation du système caulaire de l'*Acacia mangium* et de *Tectona grandis* au cours des premières phases de leur développement. Nous avons pu montrer une augmentation graduelle de (i) la longueur des entre-nœuds sur l'axe principal de l'*Acacia mangium*, (ii) de la longueur des branches, (iii) du nombre de catégories d'axes et (iv) de la longueur de l'hypopodium apparent. Chez *Tectona grandis*, l'établissement progressif de la structure se réalise par (i) une augmentation de la longueur des entre-nœuds, (ii) de la taille des unités de croissance, et (iii) l'apparition des branches. Ces modifications morphologiques progressives lors de l'établissement de l'arbre se retrouvent chez la plupart des plantes herbacées (Barthélémy, 1988) et chez les végétaux ligneux (Nicolini, 1998; Heuret *et al.*, 2000; Passo *et al.*, 2002). Cette phase d'établissement progressive de la structure est aussi appelé « effet de base » (Barczi *et al.*, 1997). Celui-ci apparaît sur les différents niveaux d'organisation caractérisant les espèces. Ainsi, par exemple chez les espèces polycycliques, les premières années de croissance sont caractérisées par une augmentation graduelle du nombre d'unités de croissance formées chaque année, du nombre d'entre-nœuds, de la longueur des entre-nœuds et par conséquent de la longueur des unités de croissance (Heuret *et al.*, 2000). Chez l'*Acacia*, qui développe ses branches de manière immédiate, nous avons mis en évidence l'augmentation graduelle de la longueur de l'hypopodium apparent, ce qui n'avait pas été décrit jusqu'à présent.

2.2 Evolution de la forme des limbes

Chez certaines espèces herbacées ou ligneuses, cette lente maturation du végétal est très souvent marquée par un changement progressif de la forme foliaire comme chez les espèces « hétéroblastiques » où la forme du limbe évolue de manière évidente telles que le lierre, les Eucalyptus, l'*Artocarpus elasticus* (Edelin, 1984) ou les *Acacia* à phyllodes (Boke, 1940;

Kaplan, 1973). Dans cette étude, nous avons pu effectivement décrire ce phénomène d'hétéroblastie par l'évolution rapide de la forme des feuilles chez l'*Acacia mangium* à partir d'une feuille composée pennée, des feuilles composées bipennées suivies d'un aplatissement du rachis et du pétiole et d'une régression du limbe pour donner naissance aux phyllodes. Cette transformation foliaire est très rapide puisque le méristème donne naissance aux phyllodes entre les 9^{ième} et 17^{ième} nœuds à partir des cotylédons. Parallèlement au changement rapide de la forme foliaire, nous avons observé un changement de l'indice phyllotaxique qui passe de 2/5^{ième} à 3/8^{ième} et des modifications structurales des axillaires. Les feuilles et les premiers phyllodes mis en place axillent un seul bourgeon composé de 2 écailles protectrices alors que les phyllodes suivants axillent des bourgeons surnuméraires. L'évolution de la constitution des aisselles foliaires le long de l'axe a également été observée chez une plante monocaule tropicale, *Noisetia longifolia* (Barthélémy, 1988). Chez *Acacia melanoxylon* (Borchert, 1964), l'évolution de la forme foliaire est très progressive au cours du développement de l'arbre avec les feuilles juvéniles, de transitions et adultes. Contrairement à l'*Acacia mangium*, les feuilles juvéniles réapparaissent sur des axes de l'*Acacia melanoxylon* en floraison (Borchert, 1964). Chez *Acacia mangium*, le phénomène de réversion vers des feuilles n'est observé que lors de traumatisme profond sur les axes. Contrairement à l'*Acacia mangium*, *Artocarpus elasticus* (Edelin, 1984) présente une évolution de la forme foliaire, tout au long de son développement, depuis le stade plantule jusqu'aux arbres ayant atteint Chez *Tectona grandis*, les feuilles de la plantule sont petites et ovales et au fur et à mesure que leur taille augmente, elles deviennent cordées. Cette augmentation de la taille des feuilles au cours des premières phases de croissance est fréquente chez de nombreuses espèces.

2.3 Evolution des caractéristiques foliaires

Au cours de leur développement, *Acacia mangium* et *Tectona grandis*, ont révélé des variations de leurs caractéristiques foliaires. Du point de vue morphologique, la surface foliaire, l'épaisseur du limbe, le nombre de stomates par unité de surface et la masse surfacique foliaire augmentent avec l'âge des arbres. L'augmentation de ces variables morphologiques avec l'augmentation de l'âge des arbres est bien documentée (Niinements, 1997; Ashton *et al.*, 1998; Richardson *et al.*, 2000). Cependant, dans ces différentes études, les feuilles ont été prélevées pour des arbres de taille diverse qui se développent sous un gradient vertical de lumière en milieu forestier. Par conséquent, il est difficile de faire la part entre l'effet ontogénique et le facteur lumière. Toutefois, d'après Roggy *et al.* (2005), pour les

3 premiers stades de développement architectural de *Dicorynia guianensis*, se développant sous des conditions lumineuses semblables, ces auteurs ont pu mettre en évidence une augmentation de l'épaisseur des limbes, de la densité stomatique et du LMA lors de la phase d'établissement. L'augmentation de l'épaisseur des limbes, selon l'ontogénie, a été mise en évidence chez le Hêtre (Nicolini, 1998) et chez différentes espèces de Chênes (Mediavilla et Escudero, 2003) pour un environnement lumineux comparable. En revanche, la densité foliaire (LMA/épaisseur) ne varie pas selon le stade de développement mais selon les variations d'éclairement. Ainsi, du point de vue ontogénique, l'augmentation du LMA est liée à l'augmentation de l'épaisseur du limbe alors que selon le gradient lumineux, l'augmentation du LMA est liée non seulement à l'augmentation de l'épaisseur du limbe mais aussi à l'augmentation de la densité foliaire (Roggy *et al.*, 2005). Dans notre cas, *Acacia mangium* et *Tectona grandis*, situés tous deux en milieu ouvert, présentent une augmentation du LMA et de l'épaisseur du limbe en fonction de l'âge des arbres. L'épaisseur du limbe des phyllodes de l'Acacia est corrélée positivement avec l'épaisseur de la moelle et du parenchyme palissadique pour toutes les positions architecturales des feuilles. Or, selon l'âge de l'arbre, seule l'épaisseur de la cuticule et de l'épiderme abaxiale et adaxiale sont liées à l'augmentation de l'épaisseur totale du limbe. Pour le Teck, tous les éléments constituant le limbe des feuilles augmentent avec l'âge des arbres.

Parallèlement à l'augmentation de ces différents paramètres morphologique et anatomique, les phyllodes d'Acacia ont une teneur en chlorophylle totale et en azote foliaire par unité de surface qui augmente alors que pour le Teck seule la teneur en chlorophylle totale augmente avec l'âge des arbres. Les résultats concernant l'azote foliaire sont en accord avec ceux d'autres travaux (Mediavilla et Escudero, 2003; Roggy *et al.*, 2005), qui ont mis en évidence une augmentation de l'azote foliaire en fonction de l'âge des arbres. Tandis que la chlorophylle totale et l'azote foliaire augmentent avec l'âge, les teneurs en caroténoïdes et le rapport Ca/Cb diminuent dans le cas de l'Acacia. Concernant le Teck aucune variation de ces 2 variables n'a été mise en évidence.

Du point de vue des propriétés optiques, les phyllodes d'Acacia absorbent plus la lumière dans le domaine du PAR en fonction de l'âge des arbres. Tandis que pour le Teck, les propriétés optiques des feuilles ne sont pas affectées par l'âge des arbres.

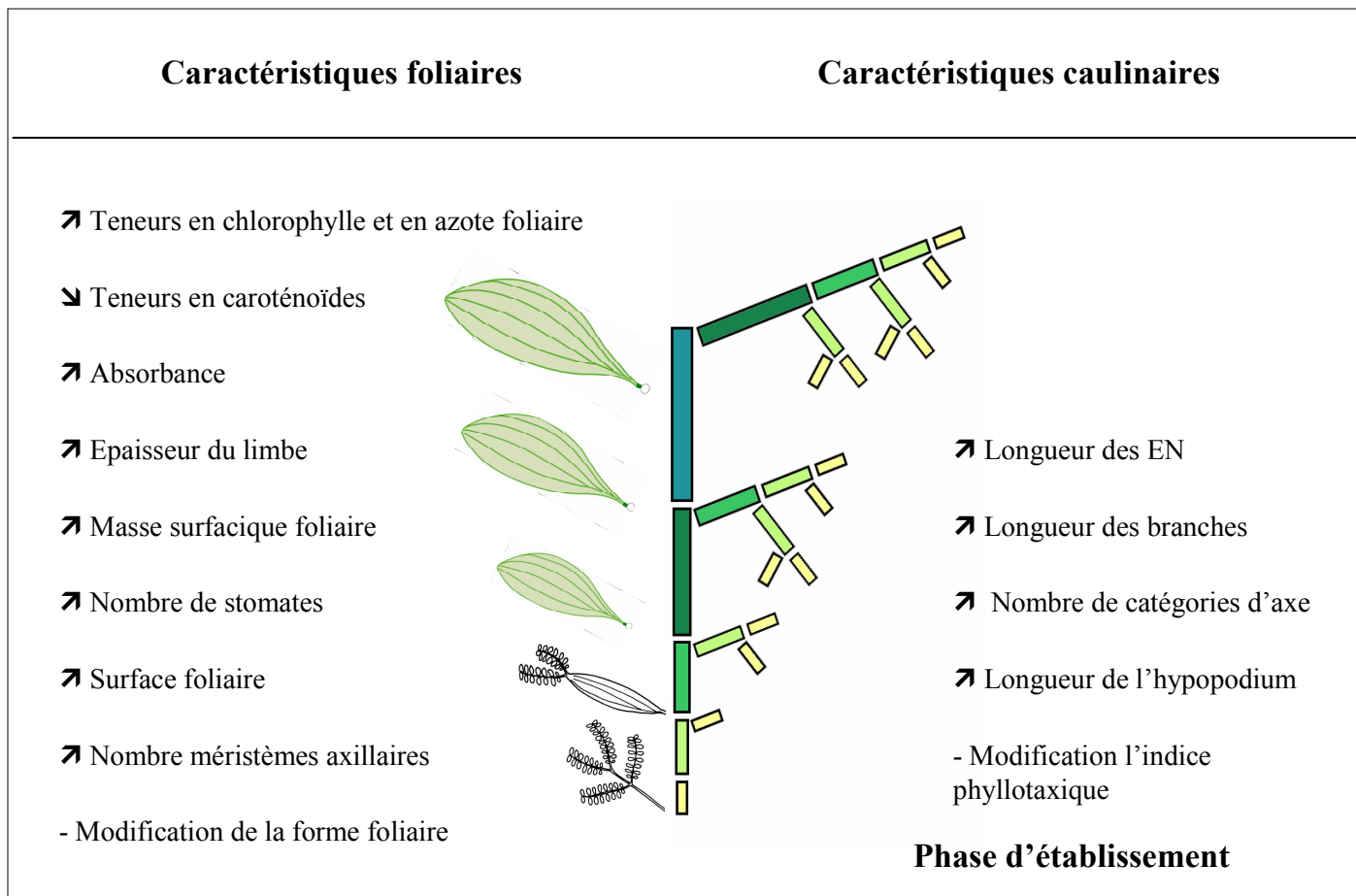


Planche 6-1 : Phase d'établissement et variations des structures caulinaires et foliaires.

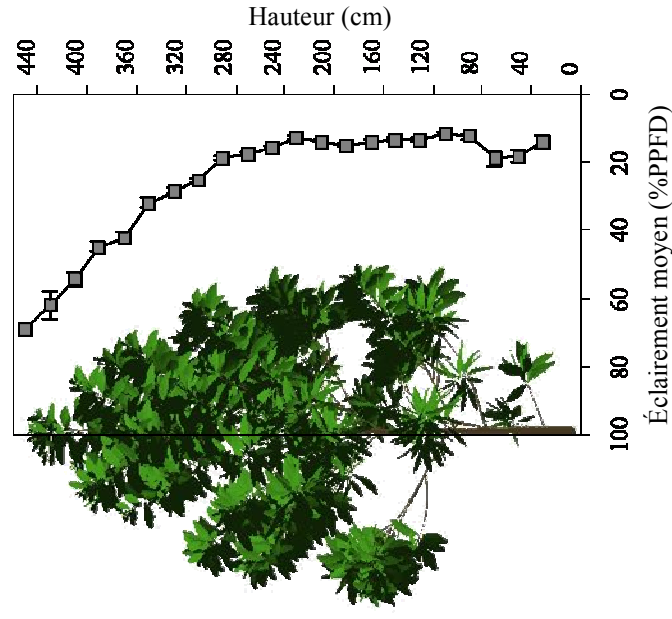
2.4 Conclusion

Le fonctionnement des méristèmes primaires évolue tout au long du développement des plantes et l'évolution de la structure caulinaires et foliaire est le reflet direct de cette évolution fonctionnelle. Les axes, dont la structure reste inscrite de nombreuses années, ont fait l'objet de nombreuses études *a posteriori*, tandis que les organes foliaires, qui disparaissent rapidement en emportant le témoignage de cette évolution fonctionnelle, ont été moins étudiés pour rendre compte de l'activité des méristèmes. Parallèlement aux modalités d'évolution des structures primaires caulinaires peu d'études ont été entreprises concernant l'étude des organes foliaires selon différents stades de développement. Seules la forme, la surface foliaire et l'épaisseur des organes foliaires ont été majoritairement étudiées. Les variations des caractéristiques anatomiques, optiques et biochimiques ont été essentiellement décrites en relation avec les conditions lumineuses. Toutefois, pour Roggy *et al.* (2005), l'environnement et les stades de développement architecturaux agissent de manière indépendante sur les caractères morphologiques, anatomiques et fonctionnels des feuilles. Dans notre cas, l'échantillonnage réalisé au sommet de la couronne rend compte d'un effet ontogénique et non environnemental. Ainsi, l'étude des structures caulinaires et foliaires chez *Acacia mangium* et *Tecona grandis* pour les premières phases de développement nous permettent de proposer un schéma synthétique de la phase d'établissement en faisant le parallèle entre les structures caulinaires et foliaires (pl. 6-1).

3 Gradient selon la position dans la couronne

3.1 Morphologie caulinaires

Lors du suivi de croissance réalisée sur l'*Acacia mangium* en fonction de la position des axes dans la couronne et de l'âge des arbres, nous avons mis en évidence un taux de croissance et d'émission des entre-nœuds significativement plus élevés pour le tronc comparé aux branches des arbres âgés de 1.5 ans et celles des arbres âgés de 3 ans. Ce gradient à l'échelle des entre-nœuds traduit une structure et un fonctionnement des méristèmes terminaux et latéraux qui évolue au cours de l'élaboration du système caulinaires. Chez *Pinus strobus*, Pinaceae, Leal et Thomas (2003) ont mis en évidence des entre-nœuds plus longs et plus larges au sommet de l'arbre comparé aux axes situés à la base de la couronne. Ces gradients structurels au sein de la couronne sont dus non seulement à un effet ontogénique, où les méristèmes des branches basales sont à un âge physiologique plus avancé que le méristème édificateur du tronc, mais



Marqueurs caulinaires	Marqueurs foliaires	Significations fonctionnelles
<ul style="list-style-type: none"> - Fort taux de croissance et fort taux d'émission des entre-noeuds - Longs entre-noeuds - Fort leaf turn-over - Branches verticales - Feuilles verticales - Rapport de rythme proche de 1 	<ul style="list-style-type: none"> - Surface foliaire élevée - LMA élevée - Densité stomatique élevée - Epaisseur limbe élevée associée à l'augmentation en épaisseur de tous les tissus constituant la feuille - Forte réflectance - Faible transmittance - Forte teneur en chlorophylle - Forte teneur en azote foliaire - Faible teneur en caroténoïdes 	<ul style="list-style-type: none"> - Forte capacité photosynthétique - Forte transpiration foliaire

Planche 6-2 : Caractéristiques caulinaires, foliaires et significations fonctionnelles des phylloides situés au sommet de la couronne en fonction du profil des éclaircissements foliaires.

aussi à un effet de gradient de lumière intra-couronne. La croissance des pousses chez *Cleyera japonica*, Theaceae, est influencée par la position architecturale mais aussi par l'environnement lumineux (Suzuki, 2002). Au sein de la couronne des arbres apparaît une hétérogénéité non seulement d'humidité relative, de température de l'air mais également d'intensité lumineuse (Ashton *et al.*, 1998; Richardson *et al.*, 2000). D'après les éclaircissements foliaires, déterminés via la simulation du bilan radiatif sur les représentations tridimensionnelles de l'Acacia et du Teck, les feuilles du sommet reçoivent plus de lumière que les feuilles de la base de la couronne (pl. 6-2 et 6-3). De plus, des études ont montré que les arbres perçoivent les arbres voisins, bien avant qu'il y ait contact, par des modifications de la qualité de la lumière notamment par des variations du rapport rouge clair / rouge sombre (Ritchie, 1997). Ainsi, la quantité et la qualité de la lumière sont modifiées selon la position dans la couronne.

3.2 Morphologie et anatomie foliaire

Pour l'*Acacia mangium* âgé de 1 à 3 ans, les phyllodes les plus larges sont au sommet de la couronne (à la lumière) tandis que les plus petits sont à la base (à l'ombre). A l'inverse, dans deux milieux lumineux différents, les arbres poussant en plein découvert possèdent des feuilles plus petites que les arbres se développant en sous-bois ou sous ombrières (Knapp et Carter, 1998; Lee *et al.*, 2000; Uemura *et al.*, 2000). Chez des jeunes *Betula papyrifera*, Betulaceae, (Richardson *et al.*, 2000) et des jeunes *Picea* (Ashton *et al.*, 1998) les feuilles du sommet sont plus larges que les feuilles de la base de la couronne. Par contre, chez ces mêmes espèces mais pour des arbres âgés, ces auteurs observent une tendance inverse avec les feuilles du sommet plus petites que les feuilles de la base de la couronne. Selon la hauteur dans la canopée, *Aphananthe monoica*, Ulmaceae, (Yanez-Espinosa *et al.*, 2003) montrent une augmentation de la surface foliaire sur les 20 premiers mètres puis une décroissance de celle-ci jusqu'au sommet des arbres. Une explication proposée par Ashton (1997) est que les vieux arbres qui sont plus hauts ont un transport de l'eau jusqu'au sommet qui est limitant comparé aux plus jeunes moins hauts.

Les feuilles de Teck et les phyllodes d'Acacia ont un limbe plus épais et un LMA plus élevé au sommet de la couronne. De nombreuses études ont mis en évidence une augmentation de l'épaisseur du limbe et de la masse surfacique foliaire (LMA) selon la position de la feuille dans la couronne (Ashton *et al.*, 1998; Richardson *et al.*, 2000; Leal et Thomas, 2003) et selon la lumière incidente reçue (Sims et Pearcy, 1994; Niinemets, 1998b; Roggy *et al.*, 2005).

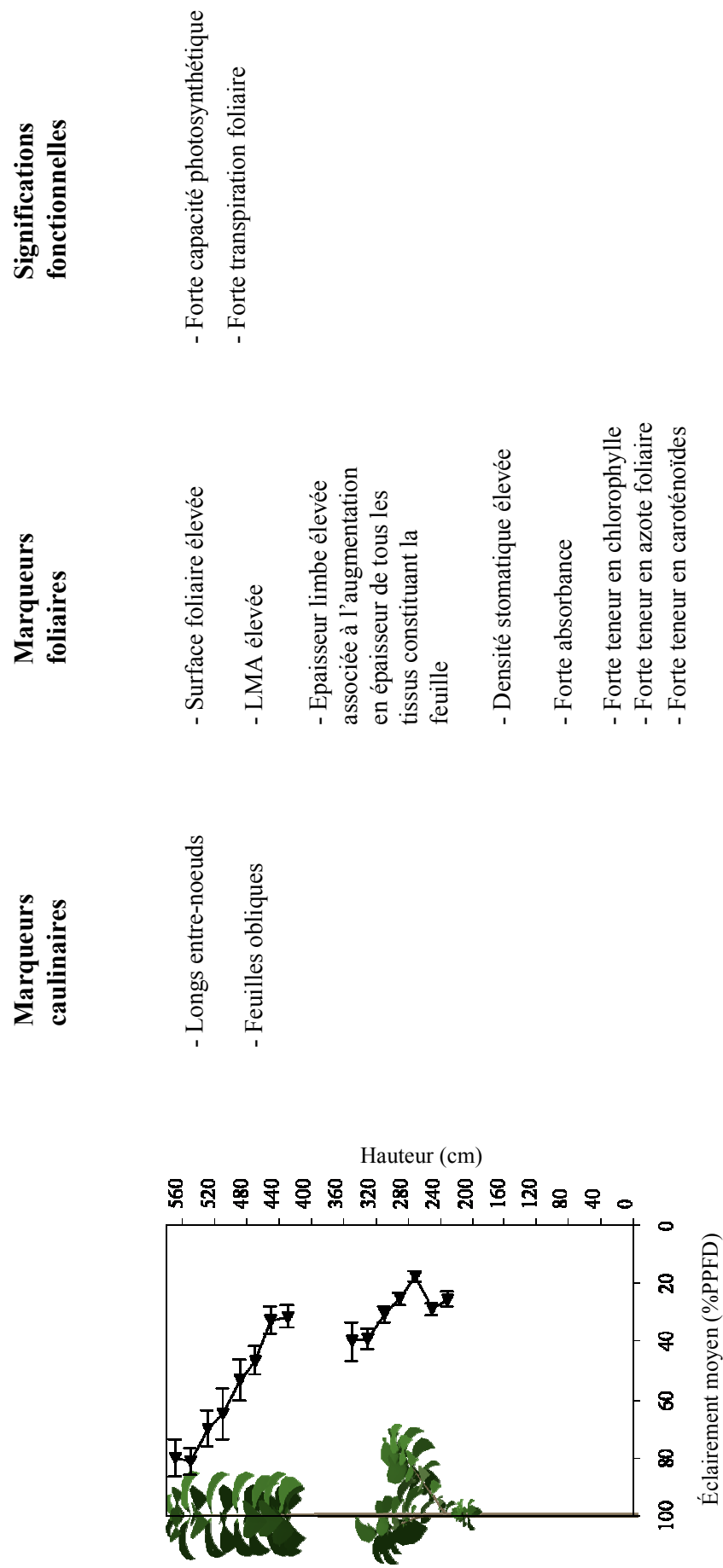


Planche 6-3 : Caractéristiques caulinaires, foliaires et significations fonctionnelles des feuilles situées au sommet de la couronne en fonction du profil des éclairements foliaires.

L'augmentation de l'épaisseur du limbe peut s'expliquer comme une réponse à un milieu xéromorphique avec une faible humidité relative et une forte demande d'évaporation (Poorter *et al.*, 1995).

Le nombre de stomates des phyllodes d'Acacia est plus élevé pour ceux du sommet que pour ceux de la base de la couronne. Ashton *et al.* (1997) ont observé le même profil chez *Betula papyrifera* et une augmentation de la taille des ostioles des feuilles situées au bas de la couronne, à l'ombre, comparé à celle des feuilles du sommet, à la lumière. Ainsi, les feuilles sous de forts éclaircissements ont une densité stomatique plus élevée et des ostioles plus petits pour assimiler des quantités élevées de CO₂ tout en contrôlant les pertes en eau.

D'après nos résultats et les différents résultats cités dans la littérature, nous avons vu que l'épaisseur de la feuille est fortement liée aux conditions lumineuses quelle que soit l'espèce. Les feuilles situées à la lumière ont leur limbe plus épais que les feuilles situées à l'ombre. L'épaisseur des feuilles est donc un bon indicateur de l'environnement lumineux dans la couronne et en fonction du site (lumière/ombre).

La taille des feuilles présente des variations selon les espèces et l'âge des plantes. La taille des feuilles varie également en fonction du stade de différenciation du méristème édificateur (Nicolini 1997). La taille des feuilles est donc un indicateur du stade de développement de la plante qui peut être modulé par les conditions lumineuses.

3.3 Propriétés optiques foliaires

Chez l'Acacia, nous avons souligné une augmentation de la réflectance et une diminution de la transmittance alors que l'absorption ne varie pas pour des positions hautes dans la couronne. Pour des environnements fortement lumineux comme le sommet de la couronne, l'augmentation de la réflectance est bénéfique pour la feuille car cela réduit l'échauffement du limbe et par conséquent les phénomènes de transpiration (Givnish, 1984). L'absorption de la lumière dans le PAR ne varie pas selon la position dans la couronne de l'Acacia. En effet, un équilibre est exercé par l'augmentation de la réflectance et la diminution de la transmittance. Ainsi, que les feuilles soient à l'ombre ou à la lumière, le taux d'absorbance est similaire (Poorter *et al.*, 1995). Les feuilles d'ombre transmettent plus la lumière alors que les feuilles de soleil la réfléchissent plus (Lee et Graham, 1986). Les feuilles d'ombre sont alors plus efficaces pour absorber la lumière dans la PAR que les feuilles de soleil ce qui est un avantage

quand le taux de fixation du carbone est faible (Poorter *et al.*, 1995). Ainsi, l'anatomie du limbe a des répercussions quant à l'efficacité de l'absorption de la lumière.

Chez le teck, un profil différent des propriétés optiques apparaît avec l'absorption qui augmente, la transmittance qui diminue et la réflectance qui ne varie pas avec la position dans la couronne. Un profil similaire à celui du Teck a été observé chez *Carya illinoensis*, Juglandaceae, dans le domaine du rouge (680 nm) mais selon l'âge de la feuille et non la position dans la couronne (Qi *et al.*, 2003). Pour Evans (1998), l'augmentation de l'absorbance est fortement corrélée à l'augmentation des teneurs en chlorophylle dans la feuille. Bien qu'aucune relation entre ces 2 variables n'ait pu être établie pour l'ensemble des feuilles de Teck échantillonnées, les feuilles du sommet ont des teneurs en chlorophylle totale également plus élevées pouvant ainsi expliquer leur tendance à absorber plus la lumière.

3.4 Biochimie foliaire

Pour les deux espèces étudiées, Acacia et Teck, les teneurs en chlorophylle totale et en azote foliaire augmentent avec les positions hautes dans la couronne alors que le rapport chlorophylle a / chlorophylle b ne varie pas. Concernant les teneurs en caroténoïdes, les Acacias sont caractérisés par des valeurs plus faibles au sommet de l'arbre tandis que pour le Teck la tendance inverse s'observe. Nous avons souligné dans le cas de l'Acacia que les gradients s'accroissent avec l'augmentation de l'âge de l'arbre. En effet, avec l'âge de l'arbre, la couronne s'élargit considérablement en diamètre mais surtout en hauteur. Ainsi les branches de la base sont éloignées du sommet de la couronne et reçoivent de faibles éclaircissements.

Des résultats divergeants apparaissent concernant les teneurs en chlorophylle et le rapport Ca/Cb par rapport aux diverses études entreprises entre feuilles d'ombre et de lumière. Alors que concernant les teneurs en azote foliaire surfacique, toutes les études montrent une très forte corrélation entre de fortes teneurs en azote et de fortes intensités lumineuses (Stenberg *et al.*, 1998; Meir *et al.*, 2002; Leal et Thomas, 2003). Leal et Thomas (2003) ont déterminé un rapport Ca/Cb plus élevé pour les positions hautes dans la couronne de *Pinus strobus* alors que la teneur en chlorophylle totale ne varie pas. Chez *Sesbania sesban* et *Sesbania grandiflora*, Leguminosae, les teneurs en chlorophylle totale sont plus élevées pour les feuilles de mi-ombre que pour les feuilles de plein soleil. L'augmentation du nombre de pigments pour les feuilles à l'ombre est attribuée à une augmentation du nombre et de la taille des chloroplastes (Vandana et Bhatt, 1999). Pour les feuilles à l'ombre, il y a une

augmentation de la chlorophylle b par rapport à la chlorophylle a ainsi, le rapport Ca/Cb est réduit sous de faible intensité lumineuse (Vandana et Bhatt, 1999; Gonçalves *et al.*, 2001). En revanche, aucune différence du rapport Ca/Cb n'a pu être caractérisée chez de jeunes Mahogany, *Swietenia macrophylla*, Meliaceae, selon différents environnements lumineux (Tanaka, 1998 In Gonçalves *et al.*, 2001). Ainsi, les plantes montrent de forte variabilité concernant les teneurs en chlorophylles a, b et totale selon le taux d'éclairement. Toutefois, il est important de noter que des résultats contrastés sont observés selon que la concentration en pigment est exprimée en unité de masse ou en unité de surface.

Les deux espèces étudiées se distinguent par leur gradient en caroténoïdes. Chez l'Acacia âgé de 3 ans, plus le phyllode est situé haut dans la couronne plus sa teneur en caroténoïdes est faible alors que chez le teck, le profil inverse s'observe. Ce profil inverse peut être expliqué par 2 hypothèses. Tout d'abord, pour le Teck, les plus fortes teneurs en caroténoïdes au sommet, c'est à dire pour des feuilles qui reçoivent un fort éclairement, souligneraient un effet protecteur. En effet, un éclairement trop fort de la feuille peut entraîner une production d'oxydants dans les cellules et engendrer des phénomènes de destructions irréversibles par oxydation. Ainsi, les caroténoïdes peuvent empêcher la formation de formes toxiques de l'oxygène en absorbant l'énergie lumineuse excédentaire (Foyer, 1993). Alors que pour l'Acacia, la structure même de l'organe foliaire, le phyllode, est décrit comme étant adapté à un environnement chaud et fortement lumineux (Hansen, 1996) et n'aurait donc pas besoin de fabriquer des caroténoïdes pour se protéger.

3.5 Fonctionnement foliaire

Différentes études ont développé des relations entre les structures morpho-anatomiques et biochimiques des feuilles et leur fonctionnement physiologique. Nous allons nous baser sur ces différents travaux afin de tenter de comprendre le fonctionnement des feuilles selon leur position dans la couronne.

Une forte corrélation positive entre le taux d'assimilation nette du CO₂ (A_{max}) et la teneur en azote foliaire a été décrite (Evans et Seemann, 1989; Vincent, 2001). Ceci peut s'expliquer par le fait que plus de 75% de l'azote foliaire organique est situé dans les chloroplastes (Evans et Seemann, 1989). Ainsi, nous pouvons penser que l'activité photosynthétique est susceptible d'augmenter en même temps que la concentration en azote foliaire. Chez différentes espèces d'Acacia à phyllodes, dont l'*Acacia mangium*, Eamus et Cole (1997) ont trouvé une bonne relation entre A_{max} et la teneur en azote foliaire par unité de surface. Le taux d'assimilation

nette du CO₂ est également corrélé positivement avec l'épaisseur du limbe (Garnier *et al.*, 1999; Roggy *et al.*, 2005). En parallèle à l'augmentation de l'éclairement, une augmentation des capacités photosynthétiques, de la conductance stomatique et de la transpiration a été établie chez *Sesbania sesban* et *Sesbania grandiflora* (Vandana et Bhatt, 1999). Montagu et Woo (1999) ont mis en évidence que les capacités photosynthétiques et la conductance stomatique étaient modifiées selon la saisonnalité chez *Acacia auriculiformis*. A la saison des pluies, les teneurs en chlorophylle augmentent.

Ainsi, en prenant en compte nos résultats (pl. 6-2 et 6-3) : forte teneur en chlorophylle, en azote foliaire et LMA, épaisseur du limbe plus élevée pour le sommet de la couronne, nous pouvons penser que l'activité photosynthétique et la conductance stomatique sont susceptibles d'être plus élevées pour les feuilles au sommet que pour les feuilles de la base de la couronne.

3.6 Conclusion

Nous avons vu que pour une même condition environnementale des gradients prononcés des caractéristiques foliaires apparaissent non seulement au cours des premières phases de croissance mais aussi au sein de la couronne. D'après Roggy *et al.* (2005), certaines caractéristiques foliaires varient soit en fonction de l'ontogénie, soit en fonction de l'environnement lumineux, ou soit des 2 à la fois. Ainsi, il est important de tenir compte non seulement de l'environnement lumineux (concerne une grande majorité des travaux de recherche) mais aussi des stades de développement et de la position architecturale dans la couronne afin de bien dissocier les effets ontogéniques, position et lumière. D'après notre protocole d'échantillonnage, il est difficile de dissocier l'effet ontogénique de l'effet lumière. Afin de répondre à part entière à cette question il faudrait réaliser des échantillonnages sur des arbres de même âge pour des conditions de faible intensité lumineuse. Par contre, dans notre étude, nous avons mis en évidence que chez les arbres âgés, avec une large couronne, les feuilles présentent une forte plasticité selon leur position dans la couronne.

De nombreux travaux se focalisent sur l'étude des variations des traits foliaires en fonction de l'environnement lumineux sans prendre en compte le stade de développement de l'espèce et sans préciser la ou les positions d'échantillonnage. C'est ainsi que des travaux concernant les capacités photosynthétiques chez *Dicorynia guianensis* soulignent des résultats contradictoires selon le mode d'échantillonnage des feuilles. En effet, Roggy *et al.* (2005) indiquent de faibles variations des capacités photosynthétiques en prenant en compte les stades de développement architecturaux et l'environnement lumineux alors que Rijkers *et al.*

(2000) ont trouvé une forte plasticité en fonction de l'environnement lumineux. Roggy *et al.* (2005) en concluent que le stade de développement architectural est important à prendre en compte afin de ne pas « diluer » le poids de certains paramètres.

4 Gradient selon l'âge de la feuille

4.1 Morphologie et anatomie foliaires

Nous avons mis en évidence des variations d'angles foliaires selon l'âge des organes foliaires chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*. Pour ces 2 espèces, l'organe foliaire est initié verticalement au sommet de la tige puis au fur et à mesure de son développement l'angle d'insertion avec le porteur augmente. Chez l'Acacia, en parallèle le limbe vertical pivote jusqu'à une position horizontale tandis que chez le Teck le limbe se courbe et se déploie. Ces variations d'angle foliaire, avec l'âge de la feuille, ayant des répercussions directes sur l'interception de la lumière seront discutées dans la partie suivante.

L'épaisseur du limbe et la masse surfacique foliaire sont plus élevées pour les vieilles feuilles de Teck et les vieux phyllodes d'Acacia. Les variations de l'épaisseur du limbe sont le reflet d'un parenchyme palissadique plus épais chez ces 2 espèces et ainsi qu'une moelle parenchymateuse plus épaisse chez l'Acacia. La surface foliaire est plus élevée pour les phyllodes matures et vieux tandis qu'elle ne varie pas chez les feuilles de Teck. Concernant l'épaisseur de la cuticule, celle-ci est plus épaisse pour les phyllodes matures et plus fines pour les phyllodes jeunes et vieux. Pour l'épaisseur de l'épiderme, c'est le profil inverse avec un épiderme plus fin pour les feuilles matures.

Chez diverses espèces tropicales, le LMA augmente avec l'âge de la feuille (Kitajima, 1997 et 2002). Chez le coton, *Gossipium hirsutum* et *G. bardadense*, Malvaceae, l'épaisseur du limbe et l'épaisseur du parenchyme palissadique augmentent également avec l'âge de la feuille (Wise *et al.*, 2000). L'augmentation du LMA peut s'expliquer par une accumulation de composés minéraux (silicium et calcium) et/ou de carbone (Kitajima *et al.*, 2002).

4.2 Propriétés optiques foliaires

Nous avons pu mettre en évidence chez l'*Acacia mangium* que les vieux phyllodes absorbent plus et transmettent moins la lumière que les jeunes phyllodes tandis que la réflectance ne varie pas. Pour le Teck, les vieilles feuilles réfléchissent plus la lumière et la transmettent moins tandis que l'absorbance ne varie pas.

Des études réalisées chez *Carya illinoensis*, Juglandaceae (Qi *et al.*, 2003) et *Corymbia gummifera*, Myrtaceae (Choinski *et al.*, 2003), montrent le même profil que celui observé chez l'*Acacia mangium*. Ces auteurs ont mis en évidence une augmentation de l'absorbance accompagnée par une diminution de la transmittance tandis que la réflectance n'est pas affectée par l'âge de la feuille. Par contre, Kitajima *et al.* (1997) n'ont pas mis en évidence d'effet de l'âge de la feuille d'*Anacardium* et d'*Antirrhoea* sur l'absorbance de la lumière.

4.3 Biochimie foliaire

La teneur en chlorophylle est plus faible pour les jeunes et vieux phyllodes et plus élevée pour les phyllodes matures. Le profil inverse s'observe pour les teneurs en caroténoïdes et le rapport Ca/Cb qui sont plus faibles pour les phyllodes matures. Les teneurs en azote foliaire ne sont pas influencées par l'âge du phyllode. Chez le Teck, les vieilles feuilles contiennent plus de caroténoïdes et moins d'azote foliaire alors que les teneurs en chlorophylle et le rapport Ca/Cb ne varient pas.

Les profils particuliers des teneurs en chlorophylle, en caroténoïdes et le rapport Ca/Cb selon l'âge des phyllodes chez l'*Acacia* s'expliquent par différentes hypothèses : (i) les jeunes phyllodes prélevés n'ont pas achevé complètement leur étalement en terme de surface foliaire et d'épaisseur, (ii) les jeunes phyllodes ont fini leur étalement mais l'épaisseur continue à évoluer ou (iii) les jeunes phyllodes ont achevé leur développement mais leur contenu cellulaire, pigments foliaires, continue à s'organiser. (Kitajima *et al.*, 2002) ont mis en évidence que le maximum physiologique de la capacité photosynthétique foliaire chez *Cecropia longipes*, Cecropiaceae et *Urera caracasana*, Urticaceae, n'a pas été observé jusqu'à 7 à 14 jours après la date de pleine expansion du limbe. Ainsi les contenus biochimiques chez les phyllodes d'*Acacia* pourraient évoluer après la fin du développement du limbe.

En parallèle au développement de la feuille, les teneurs en chlorophylle augmentent jusqu'à un taux maximum avant de chuter avec la sénescence des feuilles (Bertamini et Nedunchezian, 2002; Choinski *et al.*, 2003). Le rapport chlorophylle a / chlorophylle b diminue avec l'âge de la feuille chez *Vitis vignifera*, Vitaceae, correspondant à une diminution de la chlorophylle a (Bertamini et Nedunchezian, 2002). Chez *Anacardium* et *Antirrhoea*, l'azote foliaire décroît avec l'âge des feuilles (Kitajima *et al.*, 1997) alors que chez *Cecropia longipes* les teneurs en azote par unité de surface ne sont pas modifiées avec l'âge des feuilles (Kitajima *et al.*, 2002).

Chez l'Acacia et le Teck, les teneurs en caroténoïdes sont plus élevées pour les vieux organes foliaires en comparaison aux matures. La chute des teneurs en caroténoïdes des jeunes feuilles vers les feuilles matures est couramment soulignée (Krause *et al.*, 1995). Les caroténoïdes chez les jeunes feuilles ont un rôle de protection face aux forts éclaircissements. Toutefois, l'augmentation des caroténoïdes chez les vieilles feuilles est surprenante même si l'on sait que les caroténoïdes se dégradent moins vite que la chlorophylle. Pourquoi avec la sénescence la synthèse des caroténoïdes augmente ? Une étude réalisée sur les phyllodes d'*Acacia crassicaarpa* (Liu *et al.*, 2003) pourrait en partie répondre à cette problématique. Ces auteurs ont mis en évidence que les phyllodes en position oblique à horizontale interceptent plus de rayonnement et que l'activité du cycle des xanthophylles est accrue comparé aux phyllodes habituellement verticaux. D'après nos observations, où les jeunes phyllodes sont verticaux et les vieux horizontaux, ces derniers recevraient plus de rayonnement aux heures les plus chaudes de la journée et seraient susceptibles de synthétiser des caroténoïdes et/ou des xanthophylles pour se protéger. Les caroténoïdes, une fois hydrolysés donnent les composés de xanthophylles. Ainsi, en parallèle à la sénescence, les modifications des angles des phyllodes par rapport à la verticale auraient une influence sur la synthèse des caroténoïdes.

4.4 Fonctionnement foliaire

Pour différentes espèces d'arbres tropicaux (Ackerly et Bazzaz, 1995), il a été observé que les teneurs en azote foliaire et les capacités photosynthétiques diminuent linéairement avec l'âge de la feuille. Cette diminution des capacités photosynthétiques avec l'âge de la feuille est due à une redistribution des ressources pour les nouvelles feuilles en croissance. Le taux de réallocation de l'azote des vieilles feuilles vers les jeunes feuilles dépend de la position de la feuille au sein de la branche, de l'architecture de la branche et de l'ombrage réalisé par les autres branches (Kikuzawa *et al.*, 1996). La diminution des capacités photosynthétiques semblerait, d'après Kitajima *et al.* (1997), être plus prononcée chez les espèces à croissance continue. Chez le bananier, le taux de photosynthèse maximum des feuilles juvéniles se maintient durant un laps de temps relativement court et ensuite ce taux diminue considérablement quand les feuilles sont ombragées par de nouvelles feuilles (Cayon, 2001). D'après cet auteur, il est probable que ces nouvelles feuilles émises réalisent une compensation physiologique en produisant leur plus fort taux de photosynthèse immédiatement après les feuilles les plus anciennes.

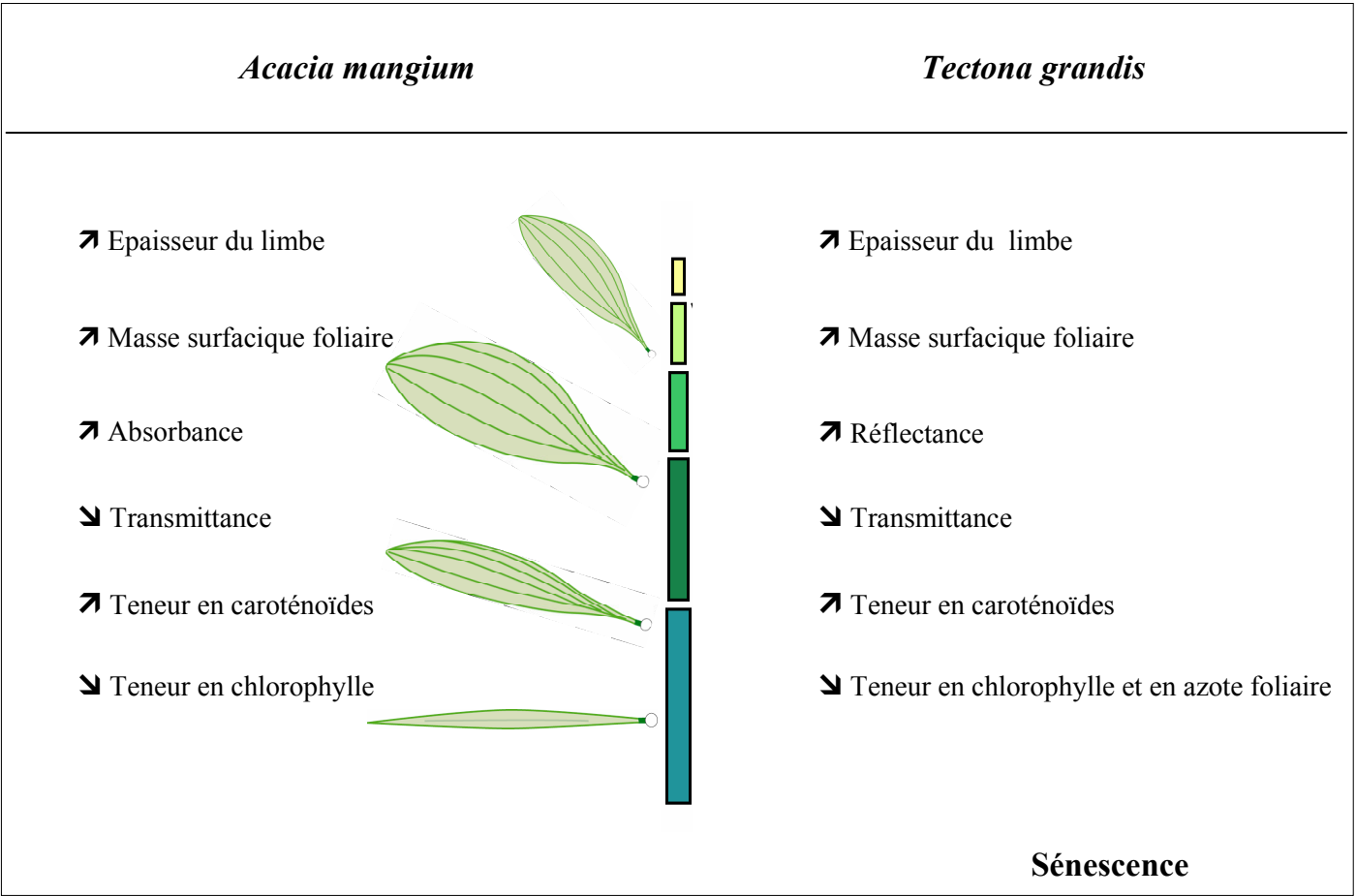


Planche 6-4 : Caractéristiques foliaires variant avec l'âge de la feuille chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis*.
Représentation de la partie terminale de l'axe principal en croissance.

D'après nos résultats, la sénescence des feuilles de Teck s'accompagne d'une réduction des teneurs en azote foliaire qui est responsable de la chute de l'activité photosynthétique. L'azote foliaire quant à lui est remobilisé pour les feuilles les plus jeunes. Dans le cas de l'Acacia la sénescence des phyllodes s'accompagne d'une dégradation de la chlorophylle et par conséquent d'une réduction de la photosynthèse.

4.5 Conclusion

Les feuilles de Teck et les phyllodes d'Acacia n'expriment pas les mêmes variations de leurs caractéristiques foliaires au cours de la sénescence notamment concernant leur contenu en pigments et azote foliaire. Cependant, leurs variations suggèrent, d'après les confrontations avec des travaux antérieurs, une réduction des capacités photosynthétiques.

5 Stratégies d'interception de la lumière

Diverses études ont montré que l'interception de la lumière par une plante dépend de la taille et des angles foliaires (Valladares et Pearcy, 1999; Fleck *et al.*, 2003), du regroupement des feuilles à l'échelle des pousses (Niklas, 1988; Takenaka, 1994), de l'arrangement des feuilles au sein de la couronne (Percy *et al.*, 2004). D'après nos résultats, nous avons pu mettre en évidence des modalités de croissance et de ramification différentes chez *Acacia mangium* et *Tectona grandis* induisant différentes formes de couronnes. Cela a par conséquent des répercussions sur la disposition des feuilles au sein de la couronne. La forme des feuilles, la taille des feuilles et les angles foliaires varient également de manière intra- et inter-spécifique. Dans cette partie nous essaierons de comprendre comment ces variations optimisent l'interception de la lumière. Dans un premier temps, nous tenterons d'expliquer comment l'architecture de ces 2 espèces influence directement l'interception et la distribution de la lumière au sein de la couronne. Puis, nous aborderons l'impact des variations de la forme, de la structure et des angles sur l'interception lumineuse. Pour finir, nous aborderons des aspects de protection des feuilles face à l'échauffement excessif.

5.1 Morphologie et architecture caulinare

L'*Acacia mangium* et *Tectona grandis* ont des architectures très contrastées. Dès la première année de croissance, l'Acacia met en place 2 à 3 étages de branches à développement

immédiat tandis que le Teck se ramifie au cours de la 3^{ème} année de croissance de manière différée. Très rapidement, la couronne de l'Acacia se densifie, par le développement de nombreuses branches, elles-mêmes ramifiées jusqu'à l'ordre de ramification 4. Les branches de la base de la couronne, plus petites que celles de la partie médiane, sont ombragées par ces dernières. Toutefois, avec le vieillissement des branches, nous avons pu voir que l'angle d'insertion de celles-ci par rapport au tronc augmente pour atteindre l'horizontalité à la base de la couronne. Ainsi, les branches de la base de la couronne, interceptent la lumière directe pour des angles solaires bas. Les branches du haut, érigées, laissent alors passer la lumière pour les branches directement en dessous. La ramification chez l'Acacia est secondairement rythmique suite à un phénomène d'élagage naturel. Pour chaque étage 1 à 7 branches sont présentes avec en moyenne 2.1 ± 1.7 . Sachant que les branches sont insérées sur le tronc selon une phyllotaxie alterne spiralée d'indice $3/8^{\text{ème}}$ alors ces dernières sont réparties de manière homogène tout autour de leur axe porteur. Ainsi, d'un nœud sur l'autre, les branches sont décalées d'un angle de 137.5° environ évitant tout encombrement spatial. Les branches situées sur le même orthostique sont alors positionnées sur l'étage précédent ou suivant. Chez le teck par contre, qui est caractérisé par une phyllotaxie opposée-décussée et des étages de branches au milieu de chaque unité de croissance, les branches positionnées tous les 2 nœuds sont l'une au-dessus de l'autre. Cependant, nous avons pu voir que contrairement à l'Acacia, les entre-nœuds chez le Teck sont plus longs permettant ainsi aux branches situées sur le même orthostique d'être éloignées l'une de l'autre. (King *et al.*, 1997) ont montré que les espèces avec des branches en position opposée-décussée avaient une longueur d'entre-nœuds deux fois plus élevée que les espèces avec une seule branche par nœud et que les espèces avec 3 ou plus branches par nœud avaient une longueur d'entre-nœud supérieur aux espèces en phyllotaxie opposée-décussée. Plus les branches sont espacées, meilleure est l'interception de la lumière pour les branches du dessous. La longueur des entre-nœuds joue sur l'espacement des branches (Pearcy *et al.*, 2004).

Les branches du Teck ont une direction de croissance oblique à horizontale permettant la transmission de la lumière directe pour des angles solaires obliques. De plus, le mélange de rameaux courts et longs entraîne une disposition des feuilles décalées dans l'espace. Pour les rameaux courts, les feuilles sont agrégées près du tronc tandis que pour les rameaux longs les feuilles successives s'initient de plus en plus loin du tronc alors que les petites feuilles près de la base s'élaguent au fur et à mesure. Aussi, même si d'après Percy *et al.* (2004) la longueur des entre-nœuds ne joue pas un rôle significatif pour minimiser l'auto-ombrage au sein de la pousse, elle peut avoir plutôt de l'importance pour l'auto-ombrage entre les axes.

Dans le cas de l'Acacia, nous avons pu mettre en évidence l'augmentation progressive de la longueur de l'hypopodium apparent avec la hauteur de la branche porteuse dans la couronne. Ainsi, le premier phyllode de la branche est d'autant plus éloigné du tronc que la branche est haute dans la couronne. Ceci diminue l'agrégation des premiers phyllodes des branches avec les phyllodes de l'axe porteur.

5.2 Taille et forme des organes foliaires

Chez l'Acacia, les organes foliaires sont des phyllodes qui apparaissent très rapidement suite à des modifications morphologiques du limbe à partir de feuilles composées. Ces phyllodes sont morphologiquement similaires à une feuille simple. Ils sont ovales, mesurent environ une vingtaine de centimètres et sont insérés sur l'axe porteur par un petit pulvinus. Les feuilles de Teck sont également simples mais se distinguent des phyllodes d'Acacia par leur forme et leur très grande taille. Elles peuvent atteindre jusqu'à 60 centimètres de long. Le limbe est courbé au niveau de la nervure centrale très large et replié de part et d'autre de cette dernière. Contrairement aux phyllodes d'Acacia qui ont un limbe rigide, nous avons quantifié des modifications de sa forme par des limbes plus ou moins courbés et plus ou moins repliés par rapport à la nervure centrale. Ce large limbe est maintenu par un large pétiole et un réseau de grosses nervures saillantes. Plus la surface foliaire est grande plus le diamètre du pétiole est gros (observation non quantifiée). La formation d'un gros pétiole et de grosses nervures représente un coût carboné supplémentaire pour la plante pour former des éléments foliaires qui ne participent pas directement au phénomène de photosynthèse. Les pétioles et nervures ont un double rôle : le soutien du limbe et le transport de l'eau et des éléments minéraux (Niinemets et Fleck, 2002a). En effet, ce sont dans les nervures que se situent les faisceaux conducteurs de xylème et phloème et ainsi les pétioles participent indirectement au phénomène de la photosynthèse. Malgré son large diamètre, le pétiole est très court puisque le limbe s'insère proche de l'insertion du pétiole sur l'axe porteur. Associé à une phyllotaxie opposée-décussée, les feuilles de teck les unes au-dessus des autres tous les 2 nœuds subissent un fort auto-ombrage. Pour Takenaka (1994) afin d'éviter l'auto-ombrage les axes orthotropes avec des larges feuilles nécessitent de longs pétioles. Le teck compense ce caractère inefficace pour intercepter la lumière en courbant le limbe. Nous avons quantifié une courbure du limbe de plus en plus prononcée avec l'âge des feuilles. Parallèlement à la courbure, les jeunes feuilles initialement pliées par rapport à la nervure centrale se déplient avec l'âge de la feuille. Ainsi les jeunes feuilles interceptent la lumière directe venant latéralement. Chez *Scaphium*

macropodum, une Sterculiaceae monocaule de sous-bois à larges feuilles, l'interception de la lumière est optimisée par la présence de pétiole de longueur variable selon la position de la feuille sur l'unité de croissance (Yamada et Suzuki, 1996). Ainsi les pétioles des feuilles du dessus sont plus courts que les pétioles des feuilles du dessous formant ainsi une ombrelle. Cette plasticité de la longueur des pétioles s'observe également chez *Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae (Hallé et Martin, 1968). Associée à la diminution de la longueur des pétioles, la longueur des entre-nœuds diminue et la surface du limbe diminue sans modifier la forme de la feuille (obs. pers.). Chez le Teck, la longueur de l'entre-nœud influence la forme du limbe. En effet, les feuilles portées par des entre-nœuds courts ont une surface foliaire nettement plus petite et ne présentent pas de courbure et de pliure de leur limbe, elles sont planes. Les phyllodes de l'Acacia, eux, ne présentent pas de modification de la forme du limbe quelle que soit la longueur de l'entre-nœud porteur.

5.3 Disposition et angle foliaire

La disposition des feuilles autour d'un axe est le résultat de la phyllotaxie, de l'angle et de la longueur du pétiole, de la réorientation du limbe, de la torsion du pétiole ou des entre-nœuds (Galvez et Percy, 2003). Chez l'Acacia et le Teck, les feuilles, insérées respectivement sur 8 et 4 orthostiques, s'arrangent selon une symétrie axiale.

Sur les axes verticaux de l'*Acacia mangium*, nous avons pu souligner que les jeunes feuilles sont érigées (petit angle d'insertion par rapport à l'axe porteur) et verticales (sur la tranche). Au cours du vieillissement, l'angle d'insertion augmente et le limbe se réoriente pour être oblique à horizontal. Ainsi, les jeunes feuilles en croissance érigées et verticales interceptent la lumière principalement en début et en fin de journée tandis que les plus vieilles feuilles du même axe l'interceptent en milieu de journée. Niinemets et Fleck (2002b) ont observés chez *Liriodendron tulipifera*, Magnoliaceae, que les feuilles au sommet sont verticales et que l'interception de la lumière par la face abaxiale atteint occasionnellement jusqu'à 30%. Dans le cas de l'*Eucalyptus globulus*, Myrtaceae, les feuilles sont orientées verticalement et interceptent 7% de lumière en plus le matin et 50% en moins au milieu de la journée en comparaison à des feuilles horizontales (James et Bell, 2001). L'*Acacia mangium*, comme l'*Eucalyptus globulus*, ont une symétrie isobilatérale de leur limbe avec des cellules de parenchyme palissadique situées sur les 2 faces permettant ainsi d'intercepter la lumière de manière similaire sur ces dernières. A l'échelle de l'axe cette disposition des phyllodes optimise le passage de la lumière pour les feuilles du dessous. Sur l'ensemble de la couronne,

l'étude d'axes situés au soleil et à l'ombre, nous a permis de mettre en évidence que les phyllodes situés en périphérie sont érigés et verticaux tandis que ceux situés dans la partie centrale sont horizontaux. Pour des axes verticaux situés au soleil (comme le tronc) et des axes verticaux situés à l'ombre (comme les rameaux différenciés verticaux), nous avons caractérisé une augmentation plus rapide de l'évolution de l'angle d'insertion des phyllodes ainsi qu'une orientation oblique atteinte plus rapidement. Ainsi, à l'ombre, les phyllodes s'orientent vers des positions obliques à horizontales. Les feuilles épitones sur les branches horizontales subissent une forte torsion de leur pétiole afin que leur limbe soit vertical. Au premier abord, nous pouvons penser que la position horizontale du phyllode est due à un affaissement de celui-ci par son propre poids hors pour une même position sur des branches au soleil, le phyllode reste érigé. Ceci démontre que la disposition des feuilles est fortement affectée par l'environnement lumineux. Toutefois, notre première hypothèse sur l'idée d'affaissement du limbe sur son propre poids est en partie vraie. En effet, les feuilles situées au soleil sont plus actives photosynthétiquement et la fraction de biomasse destinée au support foliaire est plus élevée comparée aux feuilles d'ombre (Niinemets et Fleck, 2002b). Le pétiole est plus rigide si la quantité de lumière est plus élevée (Niinemets, 1998a).

Aussi, la surface des phyllodes situés à l'ombre est plus élevée que celle des phyllodes situés au soleil pour une même catégorie d'axes. Ces résultats sont en accord avec diverses études qui mettent en évidence que les feuilles d'ombre ont une surface foliaire plus grande et une orientation horizontale comparée aux feuilles de lumière (Niinemets et Fleck, 2002a); (Muraoka *et al.*, 1998; Takenaka *et al.*, 2001).

Dans le cas de *Tectona grandis*, nous avons pu voir que les feuilles augmentent leur angle d'insertion et de courbure afin d'intercepter la lumière arrivant latéralement. Aussi, nous avons pu mettre en évidence que pour un même orthostique, les feuilles ne sont pas strictement les unes en dessous des autres : leur limbe est légèrement décalé. Les réorientations des limbes, même légères, sont le résultat de torsion du pétiole (Niinemets *et al.*, 2004a).

Or, chez le teck nous n'avons pas trouvé de relation entre la torsion du pétiole et les réorientations du limbe. Le pétiole est très court alors que la nervure centrale, prolongement du pétiole, est de grande taille. Cette dernière pourrait se vriller et modifier l'orientation de tout le limbe. Le décalage dans le développement du limbe (21 jours en moyenne) et du pétiole (91 jours en moyenne) chez *Macaranga gigantea*, Euphorbiaceae, permet la torsion du pétiole alors que le limbe est complètement formé (Yamada *et al.*, 2000). Par ailleurs, Galvez et Percy (2003) ont mis en évidence chez *Psychotria limonensis*, Rubiaceae, des torsions au

niveau de l'entre-nœud qui induisent des réorientations du limbe. D'après ces auteurs, ce phénomène est irréversible sur le long terme mais constitue un paramètre important pour maximiser l'interception de la lumière. D'après nos observations, les entre-nœuds du teck ne subissent pas de torsion. Par contre, plus l'entre-nœud est petit plus les limbes se réorientent et plus les pétioles se tordent. Ainsi, chez les rameaux courts, les feuilles insérées selon une phyllotaxie opposée-décussée se réorientent pour former une pseudo-rosette. Galvez et Pearcy (2003), ont observé ce même phénomène chez *Psychotria limonensis*, où les limbes des feuilles basses se réorientent pour former une pseudo-rosette afin d'éviter l'auto-ombrage. Si cette même espèce est située au soleil aucune réorientation des limbes n'est observée. Ces auteurs ont réalisé des simulations mettant en évidence que les feuilles en rosette avait un gain en carbone 20% supérieur que les feuilles en phyllotaxie opposée-décussée pour les mêmes conditions environnementales.

5.4 Protection

Nous venons de voir les différentes stratégies que les plantes adoptent pour optimiser l'interception de la lumière. Cependant, les feuilles ont besoin de se protéger face à l'échauffement excessif. A l'échelle de la feuille, apparaît un conflit entre maximiser l'absorption de la lumière pour le gain en carbone et minimiser l'absorption de la lumière pour prévenir les phénomènes de photoinhibition (Murchie *et al.*, 1999). En effet, un excès de lumière interceptée pendant une trop longue période entraîne une augmentation de la température de la feuille et augmente le risque de photoinhibition. Ceci est un désavantage car il y a un phénomène de respiration qui s'installe et une diminution de l'efficacité d'utilisation de l'eau (King *et al.*, 1997).

Chez l'Acacia, les feuilles situées au sommet et en périphérie de la couronne sont érigées et verticales. Ceci permet d'éviter les fortes chaleurs du milieu de journée. Les feuilles érigées et de profil interceptent les radiations latérales en début et fin de journée évitant ainsi l'échauffement excessif de la surface de la feuille en milieu de journée (Ishida *et al.*, 1999; Larcher, 2003). Le riz, *Oriza sativa*, Poaceae, qui a également des feuilles en position verticale montre des phénomènes de photoinhibition plus faible par rapport à des feuilles réorientées manuellement en position horizontale (Murchie *et al.*, 1999). Chez un autre Acacia à phyllodes, *A. crassicarpa*, des expérimentations ont montré que les phyllodes obliques à horizontaux en comparaison aux phyllodes verticaux reçoivent un plus fort taux de PPFD incident, ont une température foliaire plus élevée et une activité photosynthétique

diminuée (Liu *et al.*, 2003). Ces auteurs, ont identifié 5 avantages pour les arbres d'avoir leurs feuilles verticales : (i) réduction de l'interception de lumière excessive, (ii) diminution de la température foliaire, (iii) protection de l'appareil photosynthétique contre les photo-dommages, (iv) minimiser l'activité du cycle des xanthophylles et (v) amélioration de l'activité photosynthétique. De plus, le phyllode, lui-même, a la particularité de s'adapter à des conditions de sécheresse à travers l'augmentation du contrôle stomatique et une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Brodribb et Hill, 1993; Hansen, 1996).

Chez le Teck, les feuilles du sommet sont également érigées mais aussi repliées au niveau de la nervure centrale. Muraoka *et al.* (1998) ont observé que les feuilles d'*Arisaema heterophyllum*, Araceae, sont repliées par rapport à la nervure centrale dans des conditions de fort éclaircissement tandis qu'en milieu forestier les feuilles ne sont pas repliées. Cette caractéristique morphologique permet, d'après ces auteurs, de minimiser les excès de l'intensité lumineuse. Nous avons pu observer aussi que les jeunes feuilles encore en plein développement sont de couleur brune et au fur et à mesure de leur allongement elles verdissent. La couleur rouge et brune des feuilles encore en croissance sont attribuées à la présence d'anthocyane en concentration plus élevée que la chlorophylle (Dodd *et al.*, 1998; Woodall *et al.*, 1998). Ces anthocyanes ont un rôle de protection contre les UV qui entraînent des dommages au niveau des acides nucléiques et des photoinhibitions partielles (Caldwell, 1981 In Woodall *et al.*, 1998).

5.5 Conclusion

De part l'estimation de la lumière transmise sous les couronnes, la stratégie d'interception de la lumière est plus efficace chez l'Acacia en comparaison au Teck malgré ses grosses feuilles. En effet, pour un même âge, la sous-parcelle d'Acacia intercepte 2 à 3 fois plus de lumière que celle du Teck. Nous avons vu que l'interception de la lumière est influencée non seulement par la forme de la couronne mais aussi par la géométrie et la forme des feuilles. L'arrangement des feuilles autour de la tige a un fort impact sur la forme de la couronne puisqu'elle affecte la position des bourgeons axillaires. Les modifications de la forme, de la taille, de la géométrie, de l'orientation et la longueur des entre-nœuds compense l'effet négatif de la disposition opposé-décussée des feuilles de teck. Ainsi, l'efficacité de l'interception de la lumière par une couronne est le résultat final d'un certain nombre de modifications de facteurs depuis la morphologie foliaire, modalités de ramification, et l'architecture de la couronne. Chaque plante utilise différentes stratégies pour minimiser l'ombrage d'une feuille

Fig. 1

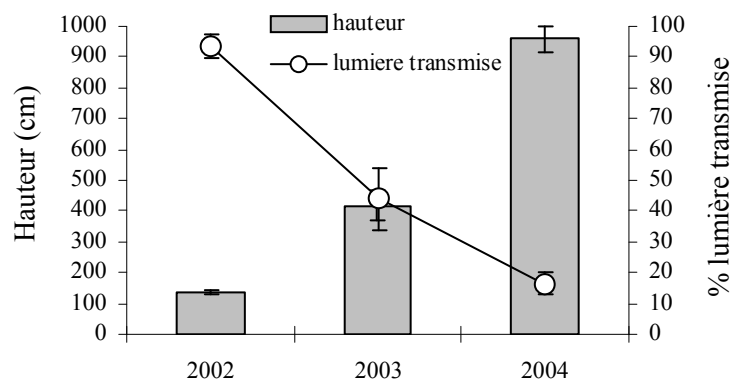


Fig. 2

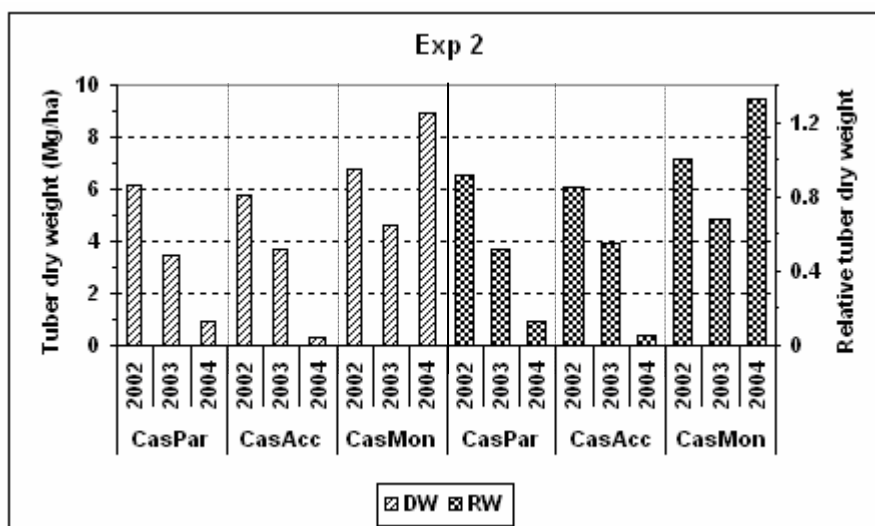


Planche 6-5 : Liens entre la hauteur totale, le pourcentage de lumière transmise sous les couronnes d'Acacia et la biomasse des tubercules de manioc.

Figure 1 : Relation entre la hauteur totale et le pourcentage de lumière transmise au sol pour les Acacias âgés de 1 an en 2002, 2 ans en 2003 et 3 ans en 2004 sur le site Amalilah (Sitompul, en préparation).

Figure 2 : Poids sec des tubercules (DW) et récolte relative des tubercules (RW) du manioc en monoculture et associé avec *Paraserienthes falcata* (CasPar) et *Acacia mangium* (CasAcc) sur 3 années de croissance sur le site Amalilah.

sur l'autre selon ces traits architecturaux (Sekimura, 1995). Et la forte plasticité foliaire peut compenser des phyllotaxies inefficaces pour optimiser l'interception de la lumière (Niklas, 1988).

6 Variabilité de la transmission de la lumière sous les couronnes et pratiques agroforestières.

L'estimation de la lumière transmise sous les couronnes des arbres étudiés présente une forte variabilité intra- et inter-spécifique. La variabilité interspécifique apparaît avec l'âge des arbres : aucune différence significative n'est observée en terme de pourcentage de lumière transmise entre des Tecks ou des Acacias âgés de 1 an alors que 2 ans plus tard, les couronnes de Tecks et d'Acacias transmettent en moyenne respectivement 61% et 16% de lumière.

Chez le Teck, où les espacements entre les arbres sont plus importants dans l'inter-rang, les sous-parcelles étudiées indiquent de 2 à 3 fois plus de lumière transmise par rapport à l'Acacia pour des arbres respectivement âgés de 2 et 3 ans. Ainsi, l'association d'une culture avec le Teck est susceptible de durer plus longtemps qu'avec l'Acacia et pour un même âge donné, le Teck peut être associé avec des cultures ayant besoin de plus de lumière comparé à l'Acacia.

6.1 Facteur « âge des arbres » chez l'Acacia

Avec sa croissance rapide, son grand nombre de branches et d'organes foliaires, la lumière transmise sous les couronnes d'Acacia diminue donc rapidement avec le temps (pl. 6-5, fig. 1). Sur le même site où ont été réalisées l'analyse architecturale, les mesures et les photographies hémisphériques, des données de biomasse des tubercules de manioc ont été récoltées pendant 3 années consécutives (Sitompul, en préparation) sous des Acacias âgés de 1, 2 et 3 ans (pl. 6-5, fig. 2). Les résultats mettent en évidence une diminution importante de la biomasse des tubercules du manioc au fil des années, en corrélation avec la diminution de la lumière transmise par les couronnes d'Acacia. La comparaison avec les parcelles mono-spécifiques de manioc rend compte de l'effet négatif de l'Acacia sur le rendement du manioc. Au-delà de la 3^{ième} année de croissance et pour les espacements d'arbres étudiés, l'Acacia n'est plus un bon candidat pour les associations agroforestières vis à vis de la ressource lumineuse. Ainsi, les pratiques de plantation d'Acacia en association avec une culture sont une contrainte pour l'installation des cultures pour la zone d'étude en question. En effet, les

agriculteurs ont l'habitude de planter les arbres avec le même espacement que se soit pour une finalité de monoculture ou de systèmes agroforestiers. De plus, l'Acacia est vu comme le candidat idéal pour prévenir la propagation d'*Imperata cylindrica* (Tuomela *et al.*, 1996; Otsamo, 2002), graminée très répandue dans cette région, qui ne peut pas se développer sous fort ombrage.

Dans une finalité agroforestière et dans l'optique d'améliorer le rendement de la culture associée divers plans d'aménagement peuvent être envisagés :

(i) la taille ou l'élagage des branches des arbres ;

(ii) la modification de la largeur de l'interligne : les Acacias pourraient être plantés avec des espacements plus grands. Les simulations réalisées confirment l'efficacité de cette disposition sur la quantité de lumière transmise. La contrepartie de cette mesure est une diminution de la densité des arbres et donc des revenus de l'agriculteur. Il apparaît ainsi plus judicieux de raisonner le choix de la culture associée en fonction de la quantité de lumière transmise sous les couronnes (Kapp et Beer, 1995) et d'associer successivement aux Acacias des cultures de tolérance croissante à l'ombrage. Cela suppose de connaître les exigences en lumière des différentes cultures et de quantifier leur niveau d'éclairement optimum. Kapp et Beer (1995) ont effectivement décrit l'association de *Zea mays*, Poaceae, *Zingiber officinale*, Zingiberaceae puis en fin de séquence d'*Eugenia stipitata*, Myrtaceae avec *Acacia mangium* ou *Cordia alliodora*, Boraginaceae au Costa Rica.

6.2 Facteurs « saison » et « orientation des lignes » chez le Teck

Nous avons souligné une très forte variabilité de la lumière au sol selon les mois de l'année et selon l'orientation des rangées de Teck. En effet, la localisation de la zone d'ombre, calculée sur une journée pour chaque mois de l'année, est située soit au niveau de la rangée d'arbres soit au niveau de l'inter-rang. Le simple fait de modifier l'orientation des rangées d'arbres, via les simulations, permet de se rendre compte d'une forte modification de la distribution de la lumière au niveau du sol, celle-ci se répartie pour chacun des mois de l'année de manière homogène depuis la rangée d'arbres jusqu'à l'inter-rang. Des études plus fines pourraient être menées sur la distribution de la lumière à l'échelle de la journée afin de savoir si les cultures associées bénéficient mieux de la lumière le matin ou le soir.

A partir de la simulation de ces 2 dispositifs (orientation Est-Ouest et Nord-Sud des rangées de Teck), nous montrons qu'une orientation Nord-Sud des rangées d'arbres serait plus appropriée à la gestion de ces systèmes agroforestiers. Cependant, il est intéressant de

souligner le parallèle entre le profil de la répartition de la lumière au sol (pl. 5-12, fig. 2) et la saisonnalité (sèche et saison des pluies). La zone d'ombre est située au niveau de l'inter-rang pour les mois les plus secs alors que pour les mois les plus pluvieux l'ombre est située au niveau de la rangée d'arbres. Toutefois, l'interprétation est à prendre avec beaucoup de précautions puisque les simulations pour chacun des mois de l'année ont été réalisées à partir de la même scène virtuelle. Et comme nous l'avons décrit le Teck est une espèce qui perd ses feuilles pendant la saison sèche. Ce qui suggère que les profils du pourcentage de lumière transmise au sol puisse être modifiés. Or, les cultures associées aux Tecks varient selon la saison. Au cours de la saison des pluies le maïs et le riz pluvial sont privilégiés tandis qu'en saison sèche le Teck est associé avec des cultures ayant des besoins en eau beaucoup moins importants tels que l'arachide, le piment ou le manioc. Ces espèces avec des besoins en eau différents ont-elles des besoins en lumière différents ? De plus en fonction de leur stade de développement (végétatif, floraison et fructification), leur besoin en lumière est-il modifié ?

Conclusion générale et perspectives

Au cours de ce travail, nous avons montré qu'une approche couplant, analyse architecturale, modélisation et simulation du fonctionnement des méristèmes édificateurs et simulation du bilan radiatif, révèle et caractérise les modalités de l'interception du rayonnement et le taux de lumière transmise sous les couronnes. La comparaison de 2 espèces ayant des stratégies de croissance très distinctes est un point fort afin d'avoir une réflexion sur les caractères variants et invariants dans les stratégies d'interception lumineuse.

La connaissance des stratégies de développement a permis de paramétrer sur la base de lois mathématiques de croissance et de ramification la simulation de la croissance des deux espèces et de calculer le bilan radiatif de parcelles agroforestières. Les sous-parcelles de Teck transmettent plus la lumière que celles d'Acacia. Le rayonnement transmis sous les couronnes diminue avec l'âge des arbres. Nous avons souligné également que l'augmentation des espacements des Acacias et les modifications de l'orientation des rangées de Teck jouent un rôle important sur la transmission de la lumière. Ainsi, **le rayonnement transmis moyen sous les couronnes au cours d'une journée présente de fortes variabilités intra- et interspécifiques, spatiales et temporelles.**

Ce travail apporte de nouveaux éléments concernant la variabilité inter-spécifique de la distribution de la lumière sous les couronnes via l'estimation et la simulation.

Au cours du temps, le pourcentage de lumière transmise sous les couronnes diminue de manière différente selon l'espèce considérée. La fermeture du couvert chez l'Acacia est plus rapide que chez le Teck. L'analyse architecturale a permis d'expliquer ce phénomène. La vitesse de parcours de la séquence de différenciation de la plante est plus rapide pour l'Acacia que pour le Teck. L'Acacia est caractérisé par une croissance rapide et continue. Ses premières branches sont mises en place très tôt et de manière immédiate alors que chez le Teck, elles apparaissent plus tard et de manière différée. Ces deux espèces avec des modalités de ramification rythmique se différencient par leur nombre d'étages de branches mis en place au cours de l'année qui est plus élevé chez l'Acacia. Le grand nombre de branches entraîne ainsi une augmentation rapide de la taille de la couronne, du nombre de feuilles. Nous avons vu également que le nombre de feuilles et la surface foliaire individuelle augmente en fonction de l'âge des deux espèces pour les différentes catégories d'axes. Et la surface foliaire

totale des arbres augmente. **L'architecture joue ainsi un rôle fondamental dans les modalités d'interception du rayonnement.**

Ce travail de thèse contribue à la caractérisation de nouvelles connaissances sur la croissance et le développement architectural de l'*Acacia mangium* et de *Tectona grandis* et sur leur variabilité architecturale. La connaissance de leur variabilité de développement peut apporter de précieux renseignements pour les forestiers et agroforestiers dans le but d'améliorer la qualité du bois et de réduire le rayonnement intercepté par les couronnes.

Nous avons vu également que la distribution du rayonnement transmis diffère entre les deux espèces. Les variations intra-spécifiques des modalités de croissance, de ramification, la longueur des entre-nœuds et la phyllotaxie sont autant de facteurs architecturaux qui modulent la disposition des feuilles au sein de la couronne. Les variations de l'interception lumineuse se traduit également des différences concernant le nombre et la forme des feuilles, la surface foliaire et les angles foliaires. **Ces deux espèces adoptent des stratégies différentes concernant la disposition de leurs organes foliaires.** De plus, les stratégies d'interception de la lumière ont été abordées à **différentes échelles ou niveau d'organisation de la plante : le peuplement, l'arbre, l'axe, la feuille et les tissus foliaires.** Ainsi, l'interception de la lumière est modulée par différentes caractéristiques selon l'échelle où l'on se situe. Au niveau du peuplement, l'espacement des arbres, l'orientation des rangées d'arbres et la largeur de la couronne jouent un rôle important. Au niveau de l'arbre, le nombre de branches, leur longueur et leur angle d'insertion influencent l'interception de la lumière. Au niveau des axes, le nombre de feuilles, la longueur des entre-nœuds et la phyllotaxie jouent un rôle sur l'interception du rayonnement. Au l'échelle de la feuille, la forme, la géométrie, la surface foliaire, les propriétés optiques influencent l'interception lumineuse. Enfin, à l'échelle du tissu, l'épaisseur du parenchyme palissadique, les teneurs en chlorophylles, en caroténoïdes jouent un rôle sur l'interception de la lumière.

La comparaison de la répartition des feuilles au sein de la couronne et des angles foliaires pour ces deux espèces contribue à préciser les stratégies d'interception et de protection vis-à-vis de fortes intensités lumineuses.

L'étude architecturale nous a permis également de cibler l'échantillonnage des feuilles pour l'étude de leurs caractéristiques. La démarche entreprise lors de ce travail nous révèle des **variations inter- et intraspécifiques plus ou moins fortes des caractéristiques foliaires en fonction de l'âge des arbres, de la position dans la couronne et de l'âge des feuilles.** Le

calcul des éclairagements foliaires a conforté l'idée de **l'existence d'un gradient de lumière au sein de la couronne**. Toutefois, notre protocole d'échantillonnage **ne nous a pas permis de faire la part entre les variations dues aux modifications de l'environnement lumineux ou à l'effet de l'âge physiologique des méristèmes**. Afin de discriminer ces 2 facteurs, l'étude d'arbres de même âge en condition de faible éclairement devrait être envisagée.

Nous avons mis en évidence **l'augmentation graduelle de la longueur de l'hypopodium apparent** chez l'*Acacia mangium* au cours des premières années de croissance. Au niveau foliaire, **les caractéristiques anatomiques, géométriques, optiques et biochimiques constituent un complément d'information**. Ces caractéristiques qui varient en fonction de l'âge des arbres, mis à part la géométrie des feuilles qui est modifiée entre autre par leur vieillissement, traduisent directement le changement structurel et fonctionnel du méristème édificateur. **Les feuilles sont de bons indicateurs du fonctionnement des méristèmes**, à travers leurs caractéristiques morphologique, anatomique, optique et biochimique. Fortement corrélé à la longueur ou la surface foliaire de ces deux espèces, **la longueur de l'entre-nœud constitue le descripteur architectural** permettant de relier les structures foliaires et caulinaires. La connaissance des relations fonctionnelles établies au niveau foliaire par différents travaux de recherche et nos résultats sur les caractéristiques foliaires nous conduisent à **une meilleure compréhension de l'édification des couronnes de ces deux espèces**.

L'étude des caractéristiques caulinaires et foliaires permet de compléter et d'apporter de nouvelles connaissances sur la phase d'établissement des arbres. De plus, la prise en compte des gradients morphogénétiques peut améliorer les protocoles d'échantillonnage des organes pour étudier des processus physiologiques régulant le développement de la plante.

Le phyllode et la feuille se différencient par leurs propriétés morphologique, géométrique, anatomique et biochimique alors que leurs propriétés optiques ne varient pas. **Selon les caractéristiques foliaires considérées pour ces deux espèces, les variations des modalités d'expression s'expriment de manière similaire ou différente**. Ainsi, les modalités d'expression des caractéristiques morphologique et anatomique varient dans le même sens pour les feuilles et les phyllodes alors que les propriétés optiques et biochimiques varient différemment.

D'un point de vue méthodologique, ce travail a permis de simuler la croissance de ces deux espèces pour réaliser, à partir des représentations tridimensionnelles, des calculs de bilan radiatif. Jusqu'à présent, les espèces simulées par le logiciel AMAPsim présentaient une croissance et une ramification rythmique (i.e. Pin, Hevea,...) ou une croissance continue à ramification immédiate à diffuse (i.e. Eucalyptus). Pour l'*Acacia mangium*, où les axes présentent une croissance continue et une ramification rythmique, des modèles statistiques spécifiques comme les semi-chaines de Markov cachées, ont été implémentés dans le logiciel AMAPsim.

Faisant parti du projet SAFODS, ce travail de thèse contribue également à améliorer la représentation des arbres, via les mesures réalisées à l'échelle de la couronne et des axes, et la quantification de la lumière transmise sous les couronnes d'un point de vue dynamique.

A l'issue de ces travaux, différentes perspectives sont envisageables à la fois selon des problématiques appliquées ou scientifiques.

Tout d'abord, la validation des représentations tridimensionnelles reste un point délicat. Dans le cas de ce travail, elles ont été évaluées visuellement et quantitativement en confrontant des distributions observées et simulées des variables suivantes : le nombre de feuilles, le nombre d'axes ou la surface foliaire totale. Pour valider les représentations tridimensionnelles, un jeu de données supplémentaire n'ayant pas été utilisé comme point d'entrée dans AMAPsim pourrait être considéré.

Un suivi de la croissance, au cours de la saison sèche et la saison des pluies, de l'*Acacia mangium* serait à envisager afin de mieux comprendre les modalités de ramification de cette espèce, plus particulièrement, le déterminisme de l'élagage naturel des petits axes à développement immédiat qui se réalise par zones. Est-ce que des variations de la vitesse d'allongement des entre-nœuds peuvent être caractérisées en fonction de la présence ou l'absence de ces petits axes immédiats ? Quelle est la régulation hormonale sous-jacente à ce phénomène ?

Lors de ce travail, la qualité de la lumière transmise sous les couronnes des arbres au cours de leur développement n'a pas fait l'objet d'une analyse. Cependant, des travaux ont montré que la croissance et le développement des organes des plantes sont influencés par la qualité du rayonnement reçu (Gautier *et al.*, 1997; Lee *et al.*, 1997; Rapparini *et al.*, 1999). Ainsi, une étude complémentaire sur la qualité de la lumière associée aux connaissances qualitatives permettrait de mieux appréhender l'influence des couronnes des arbres sur le développement des cultures associées. De plus, l'effet de la taille de formation et l'élagage appliqués aux

systèmes agroforestiers sur l'architecture des arbres devrait être analysé. Des expérimentations pourraient être installées avec plusieurs traitements de taille des arbres afin de déterminer la contribution de ces traitements au bilan radiatif des systèmes agroforestiers.

Ce travail permet de rendre compte que ces systèmes agroforestiers à 2 strates sont le siège de nombreuses interactions, à travers l'étude de la lumière, et qu'elles évoluent à la fois dans l'espace et dans le temps. La simulation est un outil adapté pour tester différents dispositifs expérimentaux tels que l'évolution de l'âge des arbres, la densité de plantation ou les modifications des rangées d'arbres et *in fine* pour aider à la décision de l'aménagement des parcelles agroforestières. Toutefois, le seul facteur lumière n'est pas suffisant à prendre en compte puisque les interactions dans ces systèmes interviennent aussi concernant l'encombrement racinaire, les compétitions pour l'alimentation hydrique et minérale. Par ailleurs, le choix des espèces arborées et des cultures est important à prendre en compte mais aussi l'exposition au vent, l'altitude, la température, les schémas de plantation, etc.

Références bibliographiques

- Ackerly D, Bazzaz FA. 1995.** Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of tropical pioneer tree. *Oecologia* **101**: 289-298.
- Andrieu B, Ivanov N, Boissard P. 1995.** Simulation of light interception from maize canopy model constructed by stereo plotting. *Agricultural and Forest Meteorology* **75**: 103-119.
- Arab A, Lek S, Lounaci A, Park YS. 2004.** Spatial and temporal patterns of benthic invertebrate communities in an intermittent river (North Africa). *International Journal of Limnology* **40**: 317-327.
- Aranda I, Bergasa LP, Gil L, Pardos JA. 2001.** Effects of relative irradiance on the leaf structure of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted in the understory of a *Pinus sylvestris* L. stand after thinning. *Annals of Forest Science* **58**: 673-680.
- Ashton PMS, Olander LP, Berlyn GP, Thadani R, Cameron IR. 1998.** Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1180-1187.
- Bailey JD, Harjanto NA. 2004.** Teak (*Tectona grandis* L.) tree growth, stem quality and health in coppiced plantations in Java, Indonesia. *New Forests*.
- Baldini E, Facini O, Nerozzi F, Rossi F, Rotondi A. 1997.** Leaf characteristics and optical properties of different woody species. *Trees* **12**: 73-81.
- Baraldi R, Rossi F, Facini O, Fasolo F, Rotondi A, Magli M, Nerozzi F. 1994.** Light environment, growth and morphogenesis in a peach tree canopy. *Physiologia Plantarum* **91**: 339-345.
- Barczy JF, de Reffye P, Caraglio Y. 1997.** Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. In Bouchon J, de Reffye P, et Barthélémy D, eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science Update, INRA, Versailles, 205-254.
- Barradas VL, Jones HG, Clark JA. 1998.** Sunfleck dynamics and canopy structure in a *Phaseolus vulgaris* L. canopy. *International Journal of Biometeorology* **42**: 34-43.
- Barthélémy D. 1988.** *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, Montpellier, 262 p.
- Barthélémy D. 1991.** Levels of organisation and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309-323.
- Barthélémy D. 2003.** Botanical background for plant architecture analysis and modeling. In *International Symposium on plant growth, modeling, simulation, visualization and their applications*. Bao-Gang H et Jaeger M, eds, Beijing, China. Springer and Tsinghua University Press, 1-20
- Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 1997.** Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In Bouchon J, de Reffye P, et Barthélémy D, eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science Update, INRA, Versailles, 89-136.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1989.** Architectural concepts for tropical trees. In *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation, and diversity, Symposium on Tropical Forests*. Holm-Nielsen LB, Nielsen IC, et Balslev E, eds, Academy Press, London, 89-100
- Bauer H, Thoni W. 1988.** Photosynthetic light acclimation in fully developed leaves of the juvenile and adult life phases of *Hedera helix*. *Physiologia Plantarum* **73**: 31-37.
- Behaghel I. 1999.** Etat des plantations de teck (*Tectona grandis* L.f.) dans le monde. *Bois et Forêts des Tropiques* **262**: 5-18.
- Bell AD. 1991.** *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press. 341 p.
- Bellow JG, Nair PKR. 2003.** Comparing common methods for assessing understory light availability in shaded-perennial agroforestry systems. *Agricultural and Forest Meteorology* **114**: 197-211.
- Bertamini M, Nedunchezian N. 2002.** Leaf age effects on chlorophyll, rubisco, photosynthetic electron transport activities and thylakoide membrane in field grown grapevine leaves. *Journal of Plant Physiology* **159**: 799-803.
- Bhat KM, Ma HK. 2004.** L'union fait la force. *Actualités des forêts tropicales* **12**: 3-5.

- Bhat KM, Priya PB, Rugmini P. 2001.** Characterisation of juvenile wood in teak. *Wood Science and Technology* **34**: 517-532.
- Boke NH. 1940.** Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *American Journal of Botany* **27**: 73-90.
- Borchert R. 1964.** Zur Heterophyllie von *Acacia melanoxylon* : Natürliche und künstlich hervorgerufene Rückschläge von der Folge- zur Jugendform. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **40**: 265-281.
- Boudon F, Nouguier C, Godin C. 2001.** GEOM module manual. I. User guide. CIRAD, 3-2001. Montpellier, 73 p.
- Bréda N, Soudani K, Bergonzini J-C. 2002.** *Mesure de l'indice foliaire en forêt*. ECOFOR, eds. 157 p.
- Brodribb T, Hill RS. 1993.** A physiological comparison of leaves and phyllodes in *Acacia melanoxylon*. *Australian Journal of Plant Physiology* **41**: 293-305.
- Burrows GE, Offord CA, Meagher PF, Ashton K. 2003.** Axillary meristems and the development of epicormic buds in Wollemi Pine (*Wollemia nobilis*). *Annals of Botany* **92**: 835-844.
- Caldwell MM. 1981.** Plant response to solar ultraviolet radiation. *Encyclopedia of Plant Physiology* **12A**: 169-197.
- Cannell MGR, Mobbs DC, Lawson GJ. 1998.** Complementarity of light and water use in tropical agroforests. II. Modelled theoretical tree production and potential crop yield in arid to humid climates. *Forest Ecology and Management* **102**: 275-282.
- Caraglio Y, Barthélémy D. 1997.** Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In Bouchon J, de Reffye P, et Barthélémy D, eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science Update, INRA, Versailles, 11-87.
- Carter GA, Spiering BA. 2002.** Optical properties of intact leaves for estimating chlorophyll concentration. *Journal of Environmental Quality* **31**: 1424-1432.
- Casella E, Ceulemans R. 2002.** Spatial distribution of leaf morphological and physiological characteristics in relation to local radiation regime within the canopies of 3-year-old *Populus* clones in coppice culture. *Tree Physiology* **22**: 1277-1288.
- Cayon GS. 2001.** Evolution de la photosynthèse, de la transpiration et de la chlorophylle pendant le développement de la feuille de bananier (*Musa AAB Simmonds*). *INFOMUSA* **10**: 12-15.
- Cescatti A. 1997.** Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I. Model structure and algorithms. *Ecological modelling* **101**: 263-264.
- Champagnat P, Barnola P, Lavarenne S. 1986.** Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. In *L'Arbre, Comptes rendus du Colloque International sur l'Arbre*. Edelin C, eds, Montpellier, 9-14 Septembre 1985. Naturalia Monspelienisia, (n° hors série), 279-302
- Chazdon RL. 1985.** Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany* **72**: 1493-1502.
- Chazdon RL, Kaufmann S. 1993.** Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* **7**: 385-394.
- Chen SG, Ceulemans R, Impens I. 1994.** A fractal-based *Populus* canopy structure model for the calculation of light interception. *Forest Ecology and Management* **69**: 97-110.
- Choinski JS, Ralph p, Eamus D. 2003.** Changes in photosynthesis during leaf expansion in *Corymbia gummifera*. *Australian Journal of Botany* **51**: 111-118.
- Cole TG, Yost RS, Kablan R, Olsen T. 1996.** Growth potential of twelve *Acacia* species on acid soils in Hawaii. *Forest Ecology and Management* **80**: 175-186.
- Combes D. 2002.** *Comparaisons de modèles de transferts radiatifs pour simuler la distribution du rayonnement actif sur la morphogénèse (MAR) au sein d'un peuplement végétal à une échelle locale*. Thèse de doctorat, Université Blaise Pascal, 132 p.
- Combes D, Sinoquet H, Varlet-Grancher C. 2000.** Preliminary measurement and simulation of the spatial distribution of the Morphogenetically Active Radiation (MAR) within an isolated tree canopy. *Annals of Forest Science* **57**: 497-511.

- Comte L. 1993.** Modalités de croissance rythmique de quelques espèces guyanaises. Aspect temporel et aspect spatial. In *Séminaire du groupe d'Etudes de l'Arbre "Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre"* eds, Angers. 24-40
- Costes E, de Reffye P. 1990.** Modélisation de l'architecture de 3 clones d'hévéa, 48 p.
- Coudurier T, Barczi JF, Barthélémy D, Reffye de P. 1994.** Modélisation et simulation de l'architecture de l'Eucalyptus hybride Saligna en plantation au Congo. ATP n° 37/93, "Evaluation de la biomasse des plantations industrielles clonales par télédétection radar au Congo", 28 p.
- Datt B. 1999.** A new reflectance index for remote sensing of chlorophyll content in higher plants: tests using *Eucalyptus* leaves. *Journal of Plant Physiology* **154**: 30-36.
- Dauzat J. 1993.** Simulated plants and radiative transfer simulations. In Varlet-Grancher C, Bonhomme M, et Sinoquet H, eds. *Crop structure and light microclimate*. INRA, 271-278.
- Dauzat J. 1994.** Simulation des échanges radiatifs sur maquettes informatiques de *Elaeis guianensis*. *Oléagineux* **49**: 81-90.
- Dauzat J, Eroy MN. 1997.** Simulating light regime and intercrop yields in coconut based farming systems. *European Journal of Agronomy* **7**: 63-74.
- de Reffye P, Dinouard P, Barthélemy D. 1991.** Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae) : la notion d'axe de référence. *L'arbre. Biologie et Développement, 2ème Colloque International sur l'Arbre. Naturalia monspeliensa N° h.s.*, Montpellier, France, 251-266.
- de Taffin G, Zakra N, Pomier M, Braconnier S, Weaver R. 1991.** Search for a stable cropping system combining coconut and nitrogen-fixing trees. *Oléagineux* **46**: 489-500.
- de Wit CT. 1965.** Photosynthesis and leaf canopies. *Agricultural*.
- Deal RL, Barbour RJ, McClellan MH, Parry DL. 2003.** Development of epicormic sprouts in Sitka spruce following thinning and pruning in south-east Alaska. *Forestry* **76**: 401-412.
- Den Dulk JA. 1989.** *The interpretation of remote sensing, a feasibility study*. Phd thesis, Wageningen, Netherlands, 173 p.
- Dodd IC, Critchley C, Woodall GS, Stewart GR. 1998.** Photoinhibition in differently coloured juvenile leaves of *Syzygium* species. *Journal of Experimental Botany* **49**: 1437-1445.
- Dodet M. 2003.** *Caractérisations morphologiques et physiologiques des stratégies d'attente chez une espèce héliophile de forêt tropicale humide : Tachigali melinonii (Harms) Zarucchi et Herend. (Caesalpiniaceae)*. DEA Biologie de l'Evolution et Ecologie, Université Montpellier II, 35 p.
- Drénou C. 1994.** *Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques Angiospermes tempérées et Tropicales*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, Montpellier, 263 p.
- Duke JA. 1983.** *Handbook of energy crops*. Unpublished, Available: http://www.hort.purdue.edu/newcrop/duke_energy/Acacia_mangium.html.
- Dupuy B, Maître H-F, N'Guessan Kanga A. 1999.** Table de production du teck (*Tectona grandis*). L'exemple de la Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* **261**: 5-16.
- Dupuy B, N'Guessan Kanga A. 1990.** Sylviculture de l'*Acacia mangium* en basse Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* **225**: 24-32.
- Dupuy B, N'Guessan Kanga A. 1991.** Utilisation des Acacias pour régénérer les anciennes cocoteraies. *Bois et Forêts des Tropiques* **230**: 15-29.
- Dupuy B, Verhaegen D. 1993.** Le teck de plantation (*Tectona grandis*) en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* **235**: 9-24.
- Eamus D, Cole TG. 1997.** Diurnal and seasonal comparison of assimilation, phyllode conductance and water potential of three *Acacia* and one *Eucalyptus* species in the wet-dry tropics of Australia. *Australian Journal of Botany* **45**: 275-290.
- Edelin C. 1977.** *Images de l'architecture des conifères*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 255 p.
- Edelin C. 1984.** *L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse de doctorat, Montpellier II, Montpellier, 258 p.
- Edelin C. 1993.** Aspect morphologique de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. In : Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre. In *Groupe d'étude de l'arbrees*, Angers. 13-23

- El Houmaizi MA. 2002.** *Modélisation de l'architecture du palmier dattier (Phoenix dactylifera L.) et application à la simulation du bilan radiatif en oasis.* Thèse de Doctorat, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 145 p.
- El Houmaizi MA, Zirari A, Dollé V, Dauzat J, Jaeger M, Lecoustre R, Oihabi A. 2000.** Modeling of the architecture of the date palm methodology and applications. *In Proceedings of the Date palm International Symposium.* Sam Nujoma, eds, Windhoek, Namibia. 45-46
- Emberger L. 1960.** *Les végétaux vasculaires. Tome II du traité de Botanique Systématique.* Chadeaud M et Emberger L, eds. 1540 p.
- Englund SR, O'Brien J, Clark DB. 2000.** Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest environments. *Canadian Journal Forest Research* **30**: 1999-2005.
- Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K, Nielsen SL. 1996.** Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia* **108**: 197-206.
- Erbs DG, Klein SA, Duffie JA. 1982.** Estimation of the diffuse radiation fraction for hourly, daily and monthly-average global radiation. *Solar Energy* **28**: 293-302.
- Evans JR. 1989.** Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* **78**: 9-19.
- Evans JR. 1998.** Photosynthetic characteristics of fast- and slow- growing species. *In* Lambers H, Poorter L, et Van Vuuren MMI, eds. *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences.* Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 101-119.
- Evans JR, Seemann JR. 1989.** The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. *In* Briggs WR et Liss AR, eds. *Photosynthesis*, New York, 183-205 pp.
- Falster DS, Westoby M. 2003.** Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* **158**: 509-525.
- FAO. 2001.** Evaluation des ressources forestières mondiale 2000. *FAO Document Forêts*, Rome.
- Farque L, Sinoquet H, Colin F. 2001.** Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* seedlings in relation to light regime and plant density. *Tree Physiology* **21**: 1257-1267.
- Ferment A, Picard N, Gourlet-Fleury S, Baraloto C. 2001.** A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annales of Forest Sciences* **58**: 877-891.
- Fleck S, Niinemets U, Cescatti A, Tenhunen JD. 2003.** Three-dimensional lamina architecture alters light-harvesting efficiency in *Fagus*: a leaf-scale analysis. *Tree Physiology* **23**: 577-589.
- Foley JD, Van Dam A, Feiner SK, Hugues JF. 1995.** *Computer graphics*, Addison Wesley Eds. 1175 p.
- Foyer CH. 1993.** La résistance des plantes à l'oxygène. *La Recherche* **24**: 270-276.
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. 1999.** Gap Light Analyzer (GLA) 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs: users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystems Studies, Millbrook, New York.
- Galiana A, Gnahoua GM, Chaumont J, Lesueur D, Prin Y, Mallet B. 1998.** Improvement of nitrogen fixation in *Acacia mangium* through inoculation with rhizobium. *Agroforestry Systems* **40**: 297-307.
- Galvez D, Pearcy RW. 2003.** Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. *Oecologia* **2003**: 22-29.
- Garnier E, Salager J-L, Laurent G, Sonié L. 1999.** Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence of expansion. *New Phytologist* **143**: 119-129.
- Gastellu-Etchegorry JP, Demarez D, Pinel V, Zagolski F. 1996.** Modeling radiative transfer in heterogeneous 3D vegetation canopies. *Remote Sensing of Environment* **58**: 131-156.
- Gatin CL. 1924.** *Dictionnaire de botanique.* Lechevalier, eds. Paris. 847 p.
- Gautier H, Varlet-Grancher C, Baudry N. 1997.** Effect of blue light on the vertical colonization of species of white clover and their consequences for dry matter distribution. *Annals of Botany* **80**: 665-671.

- Gielen B, Calfapietra C, Clau A, Sabatti M, Ceulemans R. 2002.** Crown architecture of *Populus* spp. is differentially modified by free-air CO₂ enrichment (POPFACE). *New Phytologist* **143**: 91–99.
- Gill AM, Tomlinson PB. 1971.** Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* **3**: 109-124.
- Giraudel JL, Lek S. 2001.** A comparison of self-organizing map algorithm and some conventional statistical methods for ecological community ordination. *Ecological modelling* **146**: 329-339.
- Gitelson AA, Gritz Y, Merzlyak MN. 2003.** Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. *Journal of Plant Physiology* **160**: 271-282.
- Gitelson AA, Zur Y, Chivkunova OB, Merzlyak MN. 2002.** Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy. *Photochemistry and Photobiology* **75**: 272-281.
- Givnish TJ. 1984.** Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In Medina E, Mooney HA, et Vazquez Yanez C, eds. *Physiological ecology of plants in the wet tropics. Tasks for vegetation science.*, Junk, The Hague, 51-84.
- Givnish TJ. 1988.** Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**: 63-92.
- Godin C, Caraglio Y. 1998.** A Multiscale of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1-46.
- Godin C, Costes E, Caraglio Y. 1997.** Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fennica* **31**: 357-368.
- Godin C, Costes E, Sinoquet H. 1999a.** A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany* **84**: 343-357.
- Godin C, Guédon Y, Costes E. 1999b.** Exploration of plant architecture databases with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie* **19**: 163-184.
- Gonçalves JFC, Marengo RA, Vieira G. 2001.** Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of Mahogany and Tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* **13**: 149-157.
- Green S, McNaughton K, Wunsche JN, Clothier B. 2003.** Modeling light interception and transpiration of apple tree canopies. *Agronomy Journal* **95**: 1380-1387.
- Grosfeld J. 2001.** Analisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Tesis, Universidad Nacional des Comahue ; Centro Regional Universitario Bariloche (Argentina). 298 p.
- Guédon Y. 1998.** Hidden semi-Markov chains. A new tool for analysing non-stationary discrete sequences. In *Proceedings of the Second International Symposium on semi-Markov models: Theory and Application*. Jansen J et Limnios N, eds, Compiègne, France. 1-7
- Guédon Y, Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 2001.** Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology* **212**: 481-520.
- Guédon Y, Costes E. 1997.** Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. In Bouchon J, de Reffye P, et Barthélémy D, eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science Update, INRA, Versailles, 173-202.
- Gueret C. 2004.** Variation de l'anatomie et de la morphologie foliaire en fonction de la position architecturale et de l'ontogenie chez *Acacia mangium* Willd. (Mimosaceae). Mémoire de maitrise, Université de Poitiers, 16 p.
- Guyot G. 1990.** Optical properties of vegetation canopies. In Steven MD et Clark JA, eds. *Applications of remote sensing in agriculture*. Butterworths, London, 427.
- Hallé F. 1999.** *Eloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*. Seuil, eds, Paris. 341 p.
- Hallé F, Martin R. 1968.** Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull-Arg. Euphorbiaceae-Crotonoïdes). *Adansonia* ser. **2**, **8(4)**: 475-503.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin. 441 p.
- Hallé H, Oldeman RAA. 1970.** *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et cie, Paris. 178 p.

- Hansen DH. 1996.** Establishment and persistence characteristics in juvenile leaves and phyllodes of *Acacia kao* (leguminosae) in Hawaii. *International Journal of Plant Sciences* **157**: 123-128.
- Heuret P, Barthélémy D, Guédon Y, Coulmier X, Tancre J. 2002.** Synchronization of growth, branching and flowering processes in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae). *American Journal of Botany* **89**: 1180-1187.
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000.** Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany* **78**: 361-373.
- Heuret P, Guedon Y, Guérard N, Barthélemy D. 2003.** Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany* **91**: 479-493.
- Hlwatika CNM, Bhat RB. 2002.** An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. *Annals of Botany* **89**: 109-114.
- Horn HS. 1971.** *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press. 144 p.
- Ishida A, Uemura A, Koike N, Matsumoto Y, Hoe AL. 1999.** Interactive effects of leaf age and self-shading on leaf structure, photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in the rain forest tree, *Dryobalanops aromatica*. *Tree Physiology* **19**: 741-747.
- Ishii H, Ford ED. 2001.** The role of epicormic shoot production in maintaining foliage in old *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. *Canadian Journal of Botany* **79**: 251-264.
- Ishii H, Ford ED, Dennie CE. 2002.** The role of epicormic shoot production in maintaining foliage in old *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. II Basal reiteration from older branch axes. *Canadian Journal of Botany* **80**: 916-926.
- Ishii H, Wilson ME. 2001.** Crown structure of old-growth Douglas-fir in the western Cascade Range, Washington. *Canadian Journal Forest Research* **31**: 1250-1261.
- Jackson JE. 1983.** Light climate and crop-tree mixtures. In Huxley PA, eds. *Plant research and agroforestry*. ICRAF, Nairobi, Kenya, 365-378.
- James SA, Bell DT. 2001.** Leaf orientation, light interception and stomatal conductance of *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* leaves. *Tree Physiology* **20**: 815- 823.
- Johnson DM, Smith WK, Vogelmann TC, Brodersen CR. 2005.** Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. *American Journal of Botany* **92**: 1425-1431.
- Kaosa-ard A. 1981.** Teak (*Tectona grandis* L.f.) - its natural distribution and related factors. *Natural History Bulletin of the Siam Society* **19**: 55-74.
- Kaosa-ard A, Suangtho V, Kjaer ED. 1998.** Experience from tree improvement of teak (*Tectona grandis*) in Thailand. Guidelines and technical notes, 8 p.
- Kaplan DR. 1973.** Comparative developmental analysis of the heteroblastic leaf series of axillary shoots of *Acorus calamus* L. (Araceae). *La cellule* **69**: 253-290.
- Kapp GB, Beer J. 1995.** A comparison of agrisilvicultural systems with plantation forestry in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems* **32**: 207-223.
- Kikuzawa K, Koyama H, Umeki K, Lechowicz MJ. 1996.** Some evidence for an adaptative linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Functional Ecology* **10**: 252-257.
- King DA, Leigh JR, Condit R, Foster RB, Hubbell SP. 1997.** Relationship between branch spacing, growth rate and light in tropical forest saplings. *Journal of Ecology* **11**: 627-635.
- Kitajima K, Mulkey SS, Samaniego M, Wright IJ. 2002.** Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany* **89**: 1925-1932.
- Kitajima K, Mulkey SS, Wright IJ. 1997.** Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. *American Journal of Botany* **84**: 702-708.
- Kjaer ED, Foster GS. 1996.** The economics of tree improvement of teak (*Tectona grandis* L.). Guidelines and technical notes, 17 p.
- Knapp AK, Carter GA. 1998.** Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habits. *American Journal of Botany* **85**: 940-946.
- Kohonen T. 1982.** Analysis of a simple self-organizing process. *Biological Cybernetics* **44**: 135-140.

- Krause GH, Virgo A, Winter K. 1995.** Hight susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. *Planta* **197**: 583-591.
- Krishnapillay B. 2000.** Sylviculture and management of teak plantations. *Unasylva* **51**: 14-21.
- Kumar BM, Kumar SS, Fisher RF. 1998.** Intercropping teak with *Leucaena* increases tree growth and modifies soil characteristics. *Agroforestry Systems* **42**: 81-89.
- Lamanda N. 2005.** *Caractérisation et évaluation agroécologique de systèmes de culture agroforestiers : une démarche appliquée aux systèmes de culture à base de cocotiers (Cocos nucifera L.) sur l'île de Malo, Vanuatu.* Thèse de Doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 201 p.
- Larcher W. 2003.** *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups.* Springer, Berlin. 513 p.
- Lauri PE, Costes E. 1995.** Procesus de croissance et ramification anticipée chez le Pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch). In Bouchon J, eds. *Compte rendus du colloque, Architecture des arbres fruitiers et forestiers.* Paris: INRA, Les Colloques n°74, 23-25 Novembre 1993, Montpellier, 61-67.
- Leal DB, Thomas SC. 2003.** Vertical gradients and tree-to-tree variation in shoot morphology and foliar nitrogen in an old-growth *Pinus strobus* stand. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1304-1314.
- Lee DW, Graham R. 1986.** Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. *American Journal of Botany* **73**: 1100-1108.
- Lee DW, Oberbauer SF, Johnson P, Krishnapillay B, Mansor M, Mohamad H, Yap SK. 2000.** Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* **87**: 447-455.
- Lee DW, Oberbauer SF, Krishnapillay B, Mansor M, Mohamad H, Yap SK. 1997.** Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* **110**: 1-9.
- Leflaive J, Céréghino R, Danger M, Lacroix G, Ten-Hage L. 2005.** Assessment of self-organizing maps to analyze sole-carbon source utilization profiles. *Journal of Microbiological methods* **62**: 89-102.
- Lesueur D, Diem HG. 1997.** The requirement of iron for nodulation and growth of *Acacia mangium*. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 686-692.
- Liu LX, Xu SM, Woo KC. 2003.** Influence of leaf angle on photosynthesis and the xanthophyll cycle in tropical tree species *Acacia crassicaarpa*. *Tree Physiology* **23**: 1255-1261.
- Mediavilla S, Escudero A. 2003.** Mature trees versus seedlings: differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Annals of Forest Science* **60**: 455-460.
- Meir P, Kruijt B, Broadmeadow M, Barbosa E, Kull O, Carswell F, Nobre A, Jarvis PG. 2002.** Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant, Cell and Environment* **25**: 343-357.
- Meloni S. 1996.** *Simulation et mesure du rayonnement transmis sous de jeunes merisiers en système agroforestier : analyse quantitative et variabilité spatio-temporelle.* Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal, 355 p.
- Merzlyak MN, Gitelson AA, Chivkunova OB, Solovchenko AE, Pogosyan SI. 2003.** Application of reflectance spectroscopy for analysis of higher plant pigments. *Russian Journal of Plant Physiology* **50**: 704-710.
- Mialet-Serra I, Dauzat J, Auclair D. 2001.** Using plant architectural models for estimation of radiation transfer in a coconut-based agroforestry system. *Agroforestry Systems* **53**: 141-149.
- Michon G, de Foresta H, Levang P. 1995.** Stratégies agroforestières paysannes et développement durable : les agroforêts à damar de Sumatra. *Natures, Sciences, Sociétés* **3**: 207-221.
- Monsi M, Saeki T. 1953.** Über den lichfaktor in den pflanzenengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* **14**: 22-52.
- Montagu KD, Woo KC. 1999.** Recovery of tree photosynthetic capacity from seasonal drought in the wet-dry tropics: the role of phyllode and canopy process in *Acacia auriculiformis*. *Australian Journal of Plant Physiology* **26**: 135-145.
- Monteuuis O, Bon M-C, Goh DKS. 1998.** Teak propagation by *in vitro* culture. *Bois et Forêts des Tropiques* **256**: 43-53.

- Muraoka H, Takenaka A, Tang Y, Koizumi H, Washitani I. 1998.** Flexible leaf orientations of *Arisaema heterophyllum* maximise light capture in a forest understorey and avoid excess irradiance at a deforested site. *Annals of Botany* **82**: 297-307.
- Murchie EH, Chen Y, Hubbard S, Peng, S. S, Horton P. 1999.** Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown Rice. *Plant Physiology* **119**: 553-563.
- National Research Council. 1983.** *Mangium and other fast-growing Acacias for the humid tropics*. National Academy Press, Washington, DC. 62 p.
- Neill S, Gould KS. 1999.** Optical properties of leaves in relation to anthocyanin concentration and distribution. *Canadian Journal of Botany* **77**: 1777-1782.
- Nicolini E. 1997.** *Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.)*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences Montpellier II, Montpellier, 185 p.
- Nicolini E. 1998.** Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L., Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* **72**: 1232-1244.
- Nicolini E, Caraglio Y, Pelissier R, Leroy C, Roggy J-C. 2003.** Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpiniaceae). *Annals of Botany* **92**: 97-105.
- Nicolini E, Chanson B. 1999.** La pousse courte, un indicateur du degré de maturation chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Canadian Journal of Botany* **77**: 1539-1550.
- Nicolini E, Chanson B, Bonnes F. 2001.** Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* **87**: 737-750.
- Niinemets U. 1997.** Distribution patterns of foliar carbon and nitrogen as affected by tree dimensions and relative light conditions in the canopy of *Picea abies*. *Trees* **11**: 144-154.
- Niinemets U. 1998a.** Adjustment of foliage structure and function to a canopy light gradient in two co-existing deciduous trees. Variability in leaf inclination angles in relation to petiole morphology. *Trees* **12**: 446-451.
- Niinemets U. 1998b.** Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecology* **134**: 1-11.
- Niinemets U, Al Afas N, Cescatti A, Pellis A, Ceulemans R. 2004a.** Petiole length and biomass investment in support modify light interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Physiology* **24**: 141-154.
- Niinemets U, Cescatti A, Rochelle C. 2004b.** Constraints on light interception efficiency due to shoot architecture in broad-leaved *Nothofagus* species. *Tree Physiology* **24**: 617-630.
- Niinemets U, Fleck S. 2002a.** Leaf biomechanics and biomass investment in support in relation to long-term irradiance in *Fagus*. *Plant Biology* **4**: 523-534.
- Niinemets U, Fleck S. 2002b.** Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia* **132**: 21-33.
- Niinemets U, Kull O. 1994.** Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecology and Management* **70**: 1-10.
- Niklas KJ. 1988.** The role of phyllotactic pattern as a "developmental constraint" on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* **42**: 1-16.
- Norman JM, Welles JM. 1983.** Radiative transfer in an array of canopies. *Agronomy Journal* **75**: 481-488.
- O'Hara KL, Valappil NI. 2000.** Epicormic sprouting of pruned western larch. *Canadian Journal Forest Research* **30**: 324-328.
- Oldeman RAA. 1974.** *L'architecture de la forêt guyanaise*. ORSTOM M, eds. 204 p.
- Otsamo A. 2002.** Early effects of four fast-growing tree species and their planting density on ground vegetation in *Imperata* grassland. *New Forests* **23**: 1-17.
- Pandey D, Brown C. 2000.** Teak: a global overview. *Unasylva* **51**: 3-13.
- Parveaud C-E, Sabatier S, Dauzat J, Auclair D. 2003.** Influence of morphometric characteristics of the hybrid Walbnut tree (*Juglans nigra* x *Juglans regia*) crown on its radiative balance. In *Plant growth modeling and applications*. Bao-Gang H et Jaeger M, eds, Beijing, China. Tsinghua University Press, 296-304

- Passo A, Puntieri J, Barthélemy D. 2002.** Trunk and main-branch development in *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae): a retrospective analysis of tree growth. *Canadian Journal of Botany* **80**: 763-772.
- Pearcy RW, Muraoka H, Valladares F. 2005.** Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* **166**: 791-800.
- Pearcy RW, Valladares F, Wright SJ, Paulis de EL. 2004.** A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia* **139**: 163-177.
- Pearcy RW, Yang W. 1996.** A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* **108**: 1-12.
- Pinso C, Nasi R. 1992.** The potential use of *Acacia mangium* x *Acacia auriculiformis* hybrid in Sabah. In Carron LT et Aken KM, eds. *Breeding technologies for tropical acacias*, Canberra: Australian Centre for International Agriculture Research, N° 37, 17-21.
- Pinyopusarerk K, Liang SB, Gunn BV. 1993.** Taxonomy, distribution, biology, and use as an exotic. In Awang K et Taylor D, eds. *Acacia mangium, growing and utilisation*. Winrock International and the food and agricultural organisation of the united nations, Bangkok, Thailand, 1-19.
- Planchais I, Sinoquet H. 1998.** Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology* **89**: 241-253.
- Poorter L. 2005.** Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition. In Burslem DFRP, Pinard MA, et Hartley SE, eds. *Biotic interactions in the tropics*. Cambridge University Press, 35-64.
- Poorter L, Oberbauer SF, Clark DB. 1995.** Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. *American Journal of Botany* **82**: 1257-1263.
- Prusinkiewicz P. 2004.** Modeling plant growth and development. *Current Opinion in Plant Biology* **7**: 79-83.
- Qi Y, Bai S, Heisler GM. 2003.** Changes in ultra-violet-B visible optical properties and absorbing pigment concentrations in pecan leaves during a growing season. *Agricultural and Forest Meteorology* **120**: 229-240.
- Rapparini F, TRotondi A, Baraldi R. 1999.** Blue light regulation of the growth of *Prunus persica* plants in a long term experiment: morphological and histological observations. *Trees* **14**: 169-176.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999.** Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* **80**: 1955-1969.
- Rey H, Godin C, Guedon Y. 1997.** Vers une représentation formelle des plantes. In Bouchon J, de Reffye P, et Barthélemy D, eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science Update, INRA, Versailles, 139-171.
- Richards PW. 1996.** *The tropical rain forest, an ecological study*. Cambridge University Press. 575 p.
- Richardson AD, Berlyn GP, Ashton PMS, Thadani R, Cameron IR. 2000.** Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age. *Canadian Journal of Botany* **78**: 305-317.
- Rijkers T, Pons TL, Bongers F. 2000.** The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* **14**: 77-86.
- Rimington GM. 1984.** A model of the effect of interspecies competition for light on dry-matter production. *Australian Journal of Plant Physiology* **11**: 277-286.
- Ritchie GA. 1997.** Evidence for red:far red signaling and photomorphogenic growth response in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiology* **17**: 161-168.
- Rôças G, Barros CF, Scarano FR. 1997.** Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees* **11**: 469-473.
- Roggy J-C, Nicolini E, Imbert P, Caraglio Y, Bosc A, Heuret P. 2005.** Links between tree structure and functional leaf traits in the tropical forest tree *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpiniaceae). *Annals of Forest Science* **62**: 1-12.
- Ross J. 1981.** *The radiation regime and architecture of plant stands*. Publishers DWJ, eds. The Hague-Boston-London. 389 p.

- Sabatier S. 1999.** *Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de Noyers : Juglans regia L., Juglans nigra L. et de deux Noyers hybrides interspécifiques.* Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, 141 p.
- Sabatier S, Barthélémy D. 1999.** Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carriere (Pinaceae). *Annals of Botany* **84**: 387-392.
- Sanchez PA. 1995.** Science in agroforestry. *Agroforestry Systems* **30**: 5-55.
- Sanoja E. 1992.** *Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae.* Thèse de Doctorat Physiologie et Biologie des Organismes et Populations, Ecosystemes forestiers tropicaux, USTL, Montpellier (FRA), 404 p.
- Saporta G. 1990.** *Probabilités, analyse des données et statistique.* Technip, eds, Paris. 493 p.
- Sekimura T. 1995.** The diversity in shoot morphology of herbaceous plants in relation to solar radiation captured by leaves. *Journal of Theoretical Biology* **177**: 289-297.
- Sims DA, Pearcy RW. 1992.** Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to transfer from low to high light. *American Journal of Botany* **79**: 449-455.
- Sims DA, Pearcy RW. 1994.** Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance. I: Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell & Environment* **17**: 881-887.
- Sinoquet H, Adam B, Rivet P, Godin C. 1997.** Interactions between light and plant architecture in an agroforestry walnut tree. *Agroforestry forum* **8**: 37-40.
- Sinoquet H, Bonhomme R. 1992.** Modeling radiative transfer within mixed and row intercropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology* **62**: 219-240.
- Sinoquet H, Le Roux X. 2000.** Short-term interactions between tree foliage and the aerial environment: an overview of modelling approaches available for tree structure-function models. *Annals of Forest Science* **57**: 477-496.
- Sinoquet H, Le Roux X, Adam T, Améglio T, Daudet FA. 2001.** RATP, a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant Cell and Environment* **24**: 395-406.
- Sitompul SM. en préparation.** Smallholder agroforestry options for degraded soils: Tree-soil-crop interactions of best bet tree-crop combinations.
- Sornsathapornkul P, Owens JN. 1998.** Pollination biology in a tropical acacia hybrid (*A. mangium* Willd. x *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.). *Annals of Botany* **81**: 631-645.
- Starr F, Starr K, Loope L. 2003.** *Acacia mangium.* Maui (Hawaii), 4 p.
- Stenberg P, Smolander H, Sprugel DG, Smolander S. 1998.** Shoot structure, light interception, and distribution of nitrogen in an *Abies amabilis* canopy. *Tree Physiology* **18**: 759-767.
- Strong TF, Erdmann GG. 2000.** Effects of residual stand density on growth and volume production in even-aged red maple stands. *Canadian Journal Forest Research* **30**: 372-378.
- Suzuki AA. 2002.** Shoot growth patterns in saplings of *Cleyera japonica* in relation to light and architectural position. *Tree Physiology* **23**: 67-71.
- Takenaka A. 1994.** Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* **9**: 109-114.
- Takenaka A, Takahashi k, Kohyama T. 2001.** Optimal leaf display and biomass partitioning for efficient light capture in an understorey palm, *Licuala arbuscula*. *Functional Ecology* **15**: 660-668.
- Tanaka A. 1998.** *Ecofisiologia do estabelecimento de plantulas em plantios de enriquecimento em novo Aripuana, Manaus.* Tese de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, 137 p.
- Tangmitcharoen S, Owens JN. 1997.** Pollen viability and pollen-tube growth following controlled pollination and their relation to low fruit production in Teak (*Tectona grandis* Linn. f.). *Annals of Botany* **80**: 401-410.
- Thanisawanyangkura S, Sinoquet H, Rivet P, Cretenet M, Jallas E. 1997.** Leaf orientation and sunlit leaf distribution in cotton. *Agricultural and Forest Meteorology* **86**: 1-15.
- Torquebiau E. 2000.** A renewed perspective on agroforestry concepts and classification. *Agronomy* **323**: 1009-1017.
- Torquebiau E, Mary F, Sibelet N. 2002.** Les associations agroforestières et leurs multiples enjeux. *Bois et Forêts des Tropiques* **271**: 23-35.

- Tuomela K, Otsamo A, Kuusipalo J, Vuokko R, Nikles G. 1996.** Effect of provenance variation and singling and pruning on early growth of *Acacia mangium* Willd. plantation on *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. dominated grassland. *Forest Ecology and Management* **84**: 241-249.
- Uemura A, Ishida A, Nakano T, Terashima I, Tanabe H, Matsumoto Y. 2000.** Acclimatation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* **20**: 945-951.
- Valladares F, Brites D. 2004.** Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? *Plant Ecology* **174**: 11-17.
- Valladares F, Pearcy RW. 1999.** The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* **121**: 171-182.
- Van Noordwijk M, Lusiana B. 1999.** WaNuLCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. *Agroforestry Systems* **43**: 217-242.
- Van Noordwijk M, Lusiana B. 2000.** WaNuLCAS version 2.0, Background on a model of water nutrient and light capture in agroforestry systems. *International Centre for Research in Agroforestry (ICRAF), Bogor*.
- Vandana BRK, Bhatt RK. 1999.** Physiological changes in *Sesbania* species to reducing light intensities. *Journal of Agronomy and Crop Science* **182**: 43-47.
- Vesanto J, Himberg J, Alhoniemi E, Parhankangas J. 1999.** Self-organizing maps in matlab: the som toolbox. *Proceeding of the Matlab DSP Conference*, Comsol Oy, Espoo, Finland, 35-40.
- Vincent G. 2001.** Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* **17**: 495-509.
- Vogelmann TC, Nishio JN, Smith WK. 1996.** Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in plant sciences* **1**: 65-70.
- Wagner WL, Herbst DR, Sohmer SH. 1999.** *Manual of flowering plants of Hawai*. Bishop Museum Special Publication 83, University of Hawai and Bishop Museum Press, Honolulu, HI.
- Wang YP, Jarvis PG. 1990.** Description and validation of an array model - MAESTRO. *Agricultural and Forest Meteorology* **51**: 257-280.
- White J. 1979.** The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematic* **10**: 109-145.
- Willaume M, Lauri PE, Sinoquet H. 2004.** Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees* **18**: 705-713.
- Wise RR, Sassenrath-Cole GF, Percy RG. 2000.** A comparison of leaf anatomy in field-grown *Gossypium hirsutum* and *G. barbadense*. *Annals of Botany* **86**: 731-738.
- Woodall GS, Dodd IC, Stewart GR. 1998.** Contrasting leaf development within the genus *Syzygium*. *Journal of Experimental Botany* **49**: 79-87.
- Yamada T, Okuda T, Abdullah M, Awang M, Furukawa A. 2000.** The leaf development process and its significance for reducing self-shading of tropical pioneer tree species. *Oecologia* **125**: 476-482.
- Yamada T, Suzuki E. 1996.** Ontogenic change in leaf shape and crown form of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *Journal of Plant Research* **109**: 211-217.
- Yanez-Espinosa L, Terrazas T, Lopez-Mata L, Valdez-Hernandez JI. 2003.** Leaf trait variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen Neotropical forest. *Canadian Journal of Botany* **81**: 398-404.
- Zhao W, Qualls RJ, Berliner PR. 2003.** Modeling of the short wave radiation distribution in an agroforestry system. *Agricultural and Forest Meteorology* **118**: 185-206.
- Zomboudré G, Zombré G, Ouedraogo M, Guinko S, Roy Macauley H. 2005.** Réponse physiologique et productivité des cultures dans un système agroforestier traditionnel : cas du maïs (*Zea mays* L.) associé au karité (*Vitellaria paradoxa* Gaertn.) dans la zone est du Burkina Faso. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* **9**: 75-85.

Annexes

Annexe 1 : Protocole de mesure de l'épaisseur des tissus sous Ambios

(M. Guérault, P. Borianne)

1 Manipulations préliminaires

Les photos réalisées au microscope doivent impérativement être accompagnées d'une photo de lame micrométrique réalisée au même grossissement (fichier « échelle »), afin d'étalonner le logiciel (définition de la longueur du côté d'un pixel).

Les différents tissus de l'échantillon sont isolés (e.g. sous Photoshop) au moyen des couleurs suivantes : cyan, magenta, noir, jaune, vert, rouge et bleu (le blanc est affecté aux zones de la photo qui ne sont pas à traiter).



Fig. 1 : lame micrométrique (10x)

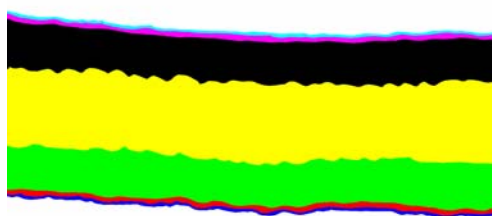


Fig. 2 : Coupe de feuille d'*A. mangium* (10x) préparée pour l'analyse sous Ambios

2 Analyse sous Ambios V.1.0.E

2.1 Conversion des images

Le logiciel Ambios V.1.0.E est conçu pour analyser des photos en format « propriétaire » (codé sur 12 bits, contre 32 bits pour l'image couleur initiale). Il est donc impératif d'utiliser le convertisseur qui permet, outre la transition en niveaux de gris, de définir l'échelle (taille d'un pixel) et la zone de travail.

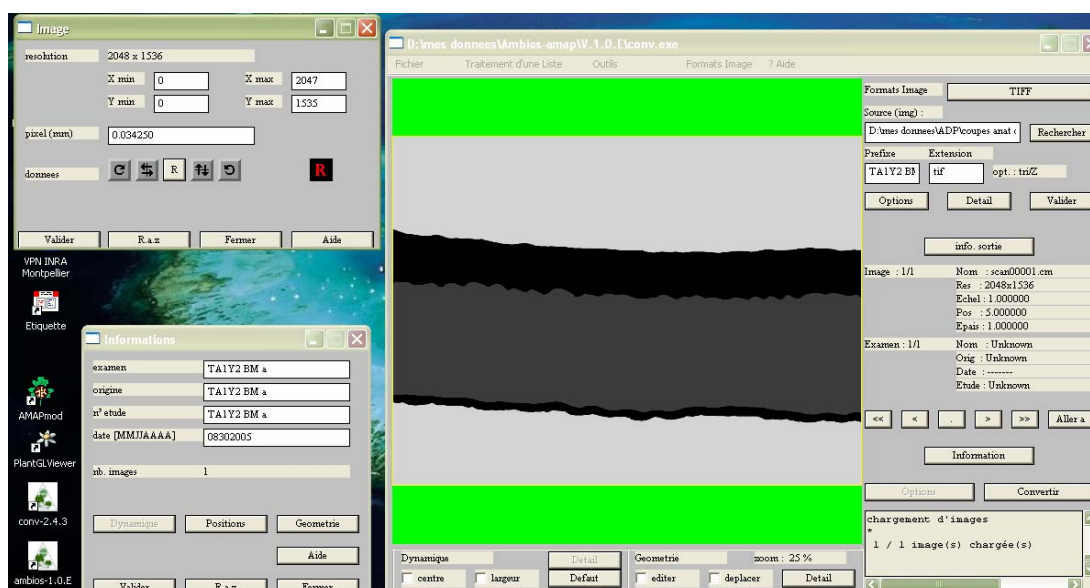


Fig. 3 : Interface du logiciel de conversion des images

2.2 Traitement des images converties

- Etape 1 : Chargement de l'image à traiter,
- Etape 2 : Sélection d'un jeu de données établissant la correspondance entre un niveau de gris et une couche tissulaire (ce qui sous-entend de toujours utiliser la même charte de couleur pour un tissu déterminé). Ce jeu de données, paramétrable, peut être adapté selon les espèces à traiter (variation du nombre ou de la nature des tissus),
- Etape 3 : Segmentation de l'image (affectation de couleurs spécifiques à chaque couche tissulaire, après différents seuillages de l'image),
- Etape 4 : Mesure de l'épaisseur (voir détail du processus infra)
- Etape 5 : Constitution d'un fichier de sortie pour traitement sous tableur.

2.3 Description de l'étape 4

L'analyse se décompose en trois niveaux, pour chaque tissu.

- Etablissement d'une carte des distances

Dans une même sélection (couche tissulaire), la distance de chaque pixel est évaluée par rapport aux pixels voisins et aux bords de la sélection (quelque soit la direction). Plus le pixel est éloigné des bords, plus l'intensité qui lui est affectée est importante.

La méthode utilise un masque (4, 5) qui balaie l'image, affectant une valeur à chaque point en fonction de la valeur des points adjacents. Dans la pratique, il s'agit d'un double balayage par des « demi-masques » parcourant l'image à partir de points opposés à partir des bords.

5	4	5
4	0	4
5	4	5

Schéma 1 : masque (4,5)

5	4	5
4	0	

	0	4
5	4	5

Schéma 2 : demi-masques (4,5)

On obtiendra ainsi une « image » de valeurs numériques discrètes, présentant un gradient croissant en s'éloignant des bords. Ce gradient peut présenter des artéfacts (diminutions locales) si le bord de la zone d'intérêt est invaginé.

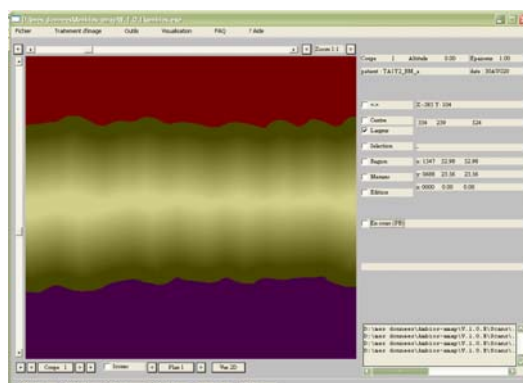


Fig. 4 : Carte des distances du parenchyme palissadique d'une feuille d'acacia

Les figures 5 et 6 illustrent l'effet d'une invagination sur la résultante du balayage.

Plus la valeur affectée à un point est importante, plus l'intensité de sa représentation est lumineuse. La zone médiane d'une couche est par conséquent très intense. Les bords présentent des nuances liées à la présence ou non d'irrégularités. Un bord très invaginé (avec notamment des invaginations profondes et de faible amplitude) induit une hétérogénéité importante du profil d'intensité.

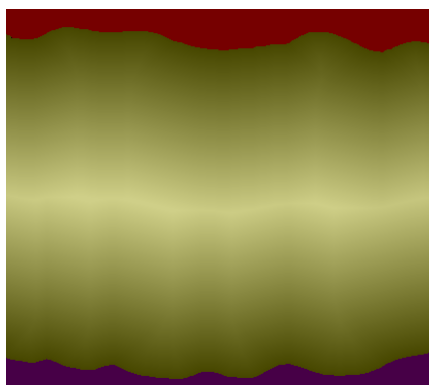


Fig. 5 : Invagination peu marquée (carte de distances)

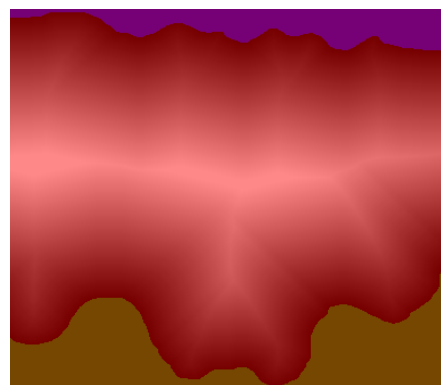


Fig. 6 : Invagination marquée (carte de distances)

La discrétisation des valeurs induit à ce niveau une erreur sur le résultat final.

- Définition du squelette total de la couche

Sur la base de la carte de distances, un squelette est établi pour chaque couche.

Il s'agit également d'un balayage de l'image par un masque, définissant des optima locaux (minima et maxima) pour l'ensemble des valeurs de la carte prédéfinie, pour ne retenir que les maxima locaux. Notons qu'à ce niveau, tous les points n'ont pas la même valeur mais ne représentent que la valeur la plus élevée des points du voisinage direct.

On obtient un ensemble de pointillés qui sont ensuite reliés pour créer une ligne continue.

Cette étape, comme la précédente est source d'approximations.

Les figures 7 et 8 illustrent les squelettes obtenus au terme du balayage. On constate de nombreux artéfacts liés aux effets de bords qui induisent localement des valeurs importantes de pixels par

rapports à leurs voisins. Ceci explique les digitations du squelette, d'autant plus marquées que les bords sont invaginés. Pour les zones non retenues, il faut comprendre qu'en progressant, le masque rencontre toujours un point d'une valeur supérieur dans la zone nouvellement balayée.

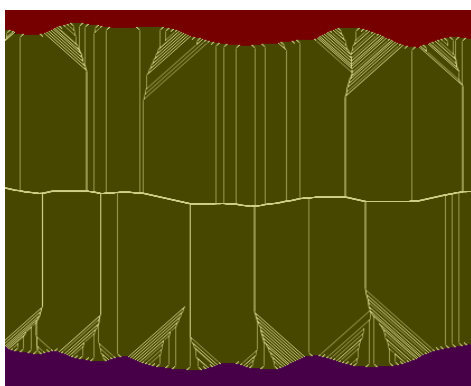


Fig. 7 : invagination peu marquée (squelette total)

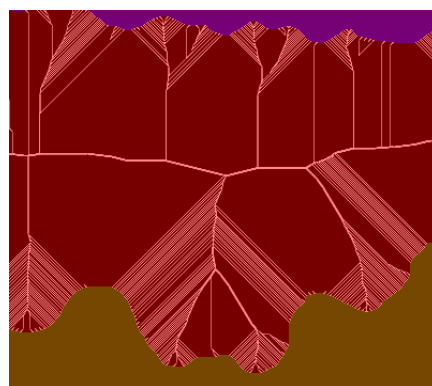


Fig. 8 : invagination marquée (squelette total)

- Simplification du squelette

En appliquant un facteur d'épaisseur (un seuil), le squelette est érodé afin de définir un squelette simplifié, rendant compte d'une valeur moyenne de l'épaisseur, affectée de son écart-type. Ce seuillage correspond à l'exclusion de points que l'on estime non-représentatif.

Il est à noter qu'une augmentation du facteur d'épaisseur (échelle de 0 à 5) diminue l'écart-type sur la mesure en éliminant la variabilité due aux irrégularités de la couche. Par contre, on perd dans ce cas l'information relative au degré d'invagination.

Pour une espèce donnée (dont la morphologie de chaque couche tissulaire est estimée homogène, quelque soit l'individu, à un stade ontologique défini), il sera nécessaire d'adapter le facteur d'épaisseur pour les différentes couches. Il faut dans ce cas définir l'information pertinente à retenir : valeur moyenne affectée d'un écart-type très important reflétant l'invagination de la couche ou valeur moyenne avec un écart-type plus faible, s'approchant de la « médiane » d'une couche.

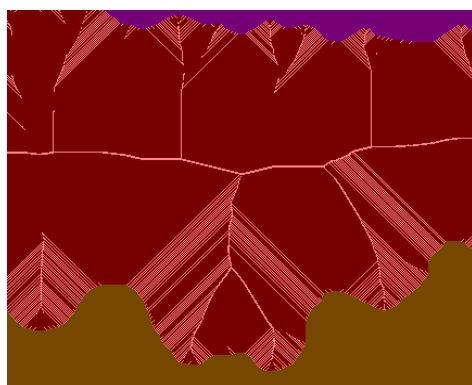


Fig. 9 : Facteur d'épaisseur = 0.5

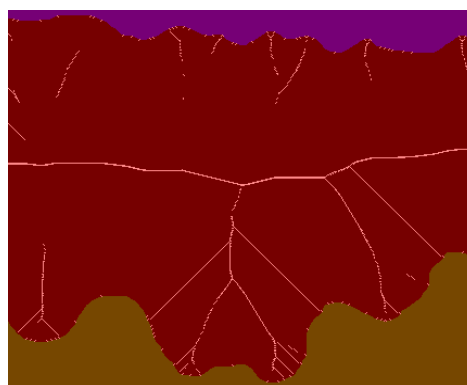


Fig. 10 : Facteur d'épaisseur = 1.0



Fig. 11 : facteur d'épaisseur = 1.5



Fig. 12 : facteur d'épaisseur = 2.0

Les résultats reportés dans le tableau 1 correspondent aux figures 9 à 12. Pour information, la valeur médiane des épaisseurs moyennes, mesurées pour des facteurs d'épaisseurs variant de 0.5 à 3.0 (par pas de 0.1), est de 7.27. Ces données rendent

Tableau 1 : Facteur d'épaisseur, épaisseur moyenne et écart-type

facteur épaisseur	épaisseur moyenne - EM (μm)	écart type -ET	ET / EM.*100
0.5	2.99	2.64	88
1	4.47	3.28	73
1.5	7.13	2.02	28
2	7.70	1.11	14

Le seuillage induit une autre approximation du résultat (en plus de la discrétisation des valeurs par les masques) qui est sera variable selon le critère retenu pour sa définition. L'appréciation visuelle de la variation de ce facteur (figures 9 à 12) sera différente d'une personne à l'autre.

Dans le cadre de cette étude, le choix des facteurs d'épaisseur a été réalisé en recherchant la stabilisation de l'écart-type et un adéquation maximale du couple « épaisseur moyenne / épaisseur médiane », pour chaque tissu de chaque essence, à un stade donné. Cela traduit donc le choix d'une information sur une épaisseur rendant peu compte du phénomène d'invagination. On cherche ainsi à définir le facteur d'épaisseur le plus faible, offrant pour une couche donnée un squelette composé uniquement de la ligne médiane. Une analyse sur différents sujets d'une même espèce à un même stade de développement, permet de s'affranchir partiellement de la variabilité, en utilisant un facteur d'épaisseur moyen.

Les figures 13 et 14 illustrent l'évolution de l'épaisseur moyenne comparée à la valeur médiane, et la diminution de l'écart-type, pour une variation du facteur d'épaisseur appliqué à la couche tissulaire représentée sur les figures 9 à 12.

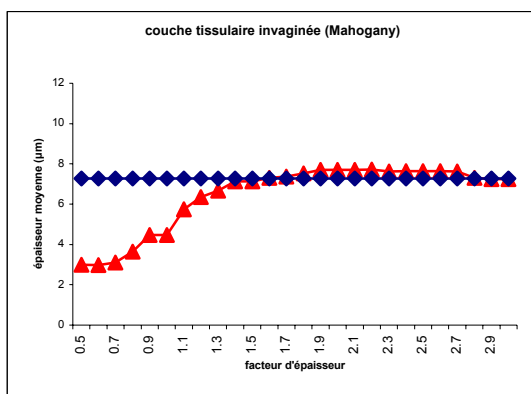


Fig. 13 :

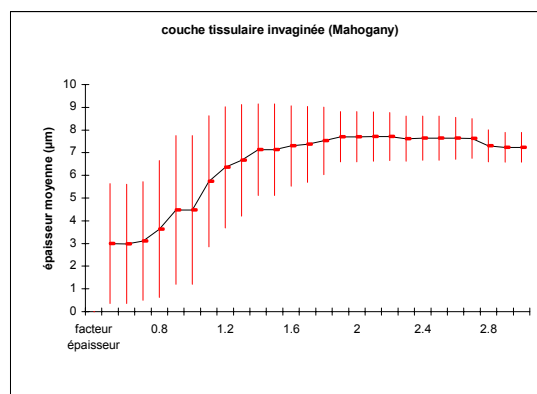


Fig. 14 :

3 Commentaires sur la méthode

Il est nécessaire de rappeler que l'objectif est d'obtenir la valeur moyenne de l'épaisseur d'une couche tissulaire.

La méthode retenue est donc d'établir le squelette représentant théoriquement l'ensemble des points équidistants (de même valeur d'intensité) des bords de la zone d'intérêt, donnant une ligne médiane.

Il s'agit en fait d'une approximation du squelette car les algorithmes choisis utilisent des données discrètes (non euclidiennes), ce qui génère des artefacts en donnant une même valeur à des pixels contigus. Ces artefacts prennent par conséquent une ampleur d'autant plus importante que les bords sont invaginés (cf figures 7 et 8).

Le choix de cette méthode est basé sur sa facilité d'implémentation et non pas sur sa robustesse. Il faut donc être conscient que les résultats obtenus sont à pondérer d'une erreur non définie mais dont les origines sont connues.

L'utilisation des résultats à des fins comparatives avec des jeux de données issues d'autres méthodes d'acquisition doit donc être prudente quant aux conclusions.

D'après la littérature, les différences avec une méthode de squelettisation plus robuste (mais moins aisée d'utilisation) doivent être minimales. Afin de s'en assurer, il serait donc intéressant de réaliser des tests comparatifs. Par ailleurs de tels essais pourraient être réalisés avec une (ou des) autre(s) méthode(s) moins robustes, afin de déterminer l'erreur relative entre ces méthodes.

Annexe 2 :

Tableau A-1 : Réflectance, transmittance et absorbance moyennes (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Acacia mangium*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f = Age de la feuille, S = Sommet, M = Milieu, B = Base, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A. f.	R _{PAR}		T _{PAR}		A _{PAR}
1 an	S	J	0.06 \pm 0.009 (a)		0.06 \pm 0.01 (a)		0.88 \pm 0.01 (a)
		M _a	0.06 \pm 0.007 (a)		0.04 \pm 0.006 (b)		0.89 \pm 0.007 (b)
		V	0.07 \pm 0.01 (a)		0.05 \pm 0.01 (ab)		0.88 \pm 0.008 (a)
	B	J	0.06 \pm 0.008 (a)		0.06 \pm 0.008 (a)		0.88 \pm 0.01 (a)
		M _a	0.05 \pm 0.009 (ab)		0.05 \pm 0.009 (ab)		0.90 \pm 0.01 (b)
	S	J	0.05 \pm 0.01 (ab)		0.04 \pm 0.02 (ab)		0.89 \pm 0.02 (ab)
		M	0.06 \pm 0.01 (ab)		0.03 \pm 0.001 (abc)		0.91 \pm 0.01 (bd)
		V	0.06 \pm 0.01 (ab)		0.03 \pm 0.01 (abc)		0.90 \pm 0.002 (b)
2 ans	M	J	0.06 \pm 0.009 (a)		0.05 \pm 0.01 (ab)		0.89 \pm 0.01 (ab)
		M _a	0.05 \pm 0.01 (ab)		0.03 \pm 0.01 (bc)		0.91 \pm 0.01 (bd)
		V	0.05 \pm 0.01 (ab)		0.03 \pm 0.01 (c)		0.91 \pm 0.007 (bd)
	B	J	0.05 \pm 0.005 (b)		0.06 \pm 0.006 (a)		0.89 \pm 0.01 (ab)
		M _a	0.05 \pm 0.01 (ab)		0.03 \pm 0.007 (bc)		0.91 \pm 0.01 (bd)
		V	0.05 \pm 0.008 (ab)		0.04 \pm 0.006 (b)		0.91 \pm 0.01 (bd)
	S	J	0.05 \pm 0.008 (ab)		0.03 \pm 0.006 (bc)		0.91 \pm 0.02 (bd)
		M _a	0.06 \pm 0.007 (ab)		0.01 \pm 0.004 (c)		0.92 \pm 0.008 (b)
		V	0.06 \pm 0.005 (ab)		0.02 \pm 0.004 (bc)		0.92 \pm 0.008 (b)
3 ans	M	J	0.06 \pm 0.004 (ab)		0.04 \pm 0.01 (bc)		0.91 \pm 0.01 (bd)
		M _a	0.04 \pm 0.002 (ab)		0.02 \pm 0.001 (c)		0.93 \pm 0.002 (c)
		V	0.05 \pm 0.002 (ab)		0.02 \pm 0.007 (c)		0.92 \pm 0.007 (cd)
	B	J	0.04 \pm 0.009 (b)		0.05 \pm 0.009 (ab)		0.90 \pm 0.01 (b)
		M _a	0.03 \pm 0.01 (c)		0.03 \pm 0.006 (c)		0.93 \pm 0.008 (c)
		V	0.05 \pm 0.005 (ab)		0.03 \pm 0.005 (c)		0.92 \pm 0.08 (cd)
	S	J	0.05 \pm 0.008 (ab)		0.03 \pm 0.006 (bc)		0.91 \pm 0.02 (bd)
		M _a	0.06 \pm 0.007 (ab)		0.01 \pm 0.004 (c)		0.92 \pm 0.008 (b)
		V	0.06 \pm 0.005 (ab)		0.02 \pm 0.004 (bc)		0.92 \pm 0.008 (b)

Tableau A-2 : Surface foliaire, Epaisseur du limbe, LMA et densité stomatique moyennes (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Acacia mangium*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f. = Age de la feuille, S = Sommet, M = Milieu, B = Base, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A. f.	SF (cm ²)	Ep. (µm)	LMA	D. stomate
1 an	S	J	128.8 ± 6.7 (a)	264.1 ± 7.1 (a)	73.4 ± 3.2 (a)	363.3 ± 34.2 (a)
		M _a	146.6 ± 22.7 (ac)	256.5 ± 11.4 (ad)	87.0 ± 2.7 (b)	369.3 ± 31.5 (a)
		V	135.4 ± 17.7 (a)	257.1 ± 4.3 (ad)	79.1 ± 5.5 (ac)	361.8 ± 41.4 (ab)
	B	J	105.5 ± 13.2 (b)	256.5 ± 5.4 (ad)	76.7 ± 4.5 (ac)	328.8 ± 23.7 (b)
		M _a	102.5 ± 16.3 (b)	256.8 ± 8.1 (ad)	84.7 ± 3.1 (bc)	366.3 ± 26.4 (a)
	2 ans	S	J	153.9 ± 9.8 (c)	275.4 ± 10.7 (b)	81.2 ± 0.9 (c)
M _a			197.7 ± 30.1 (c)	279.8 ± 6.6 (b)	94.2 ± 6.0 (d)	398.4 ± 14.3 (c)
V			188.4 ± 49.8 (c)	285.5 ± 13.0 (b)	83.3 ± 5.8 (bd)	385.7 ± 21.6 (c)
M		J	145.0 ± 22.4 (ac)	259.1 ± 8.2 (ad)	78.3 ± 4.6 (ac)	358.5 ± 41.5 (ab)
		M _a	164.6 ± 36.0 (c)	265.3 ± 9.0 (ab)	93.2 ± 3.6 (d)	389.6 ± 20.9 (ac)
		V	163.0 ± 40.9 (c)	262.2 ± 10.2 (ab)	88.8 ± 3.4 (b)	372.3 ± 17.3 (a)
3 ans	B	J	123.0 ± 19.4 (ab)	231.1 ± 7.3 (c)	74.9 ± 8.2 (ac)	329.5 ± 31.2 (ab)
		M _a	140.7 ± 19.7 (ac)	248.7 ± 4.7 (d)	95.8 ± 6.0 (d)	380.7 ± 26.7 (ac)
		V	146.8 ± 31.9 (ac)	254.7 ± 5.6 (d)	89.6 ± 8.8 (b)	356.7 ± 44.1 (ab)
	S	J	164.2 ± 12.5 (c)	280.4 ± 6.2 (b)	84.6 ± 1.7 (b)	415.8 ± 16.7 (c)
		M _a	184.4 ± 8.1 (c)	283.7 ± 11.6 (b)	106.1 ± 11.3 (e)	433.6 ± 17.3 (c)
		V	129.1 ± 25.7 (a)	271.9 ± 16.0 (b)	86.7 ± 14.2 (b)	445.9 ± 20.3 (c)
M	J	132.3 ± 12.2 (a)	256.3 ± 14.0 (ad)	80.0 ± 5.2 (c)	386.1 ± 24.9 (ac)	
	M _a	132.9 ± 13.0 (a)	245.8 ± 7.5 (d)	91.3 ± 8.3 (d)	403.1 ± 21.3 (c)	
	V	120.9 ± 21.1 (ab)	253.2 ± 10.6 (d)	80.9 ± 8.3 (bc)	382.1 ± 39.4 (ac)	
B	J	113.7 ± 21.2 (ab)	235.8 ± 6.5 (c)	75.0 ± 5.7 (a)	334.3 ± 27.3 (ab)	
	M _a	95.8 ± 14.2 (b)	236.2 ± 6.7 (c)	84.1 ± 13.5 (bc)	362.0 ± 41.8 (abc)	
	V	104.6 ± 27.7 (b)	245.0 ± 13.7 (d)	77.8 ± 6.3 (a)	372.3 ± 21.5 (a)	

Tableau A-3 : Teneur en chlorophylle totale, en chlorophylle a, en chlorophylle b, rapport Ca-Ch, teneur en caroténoïdes et en azote foliaire moyen (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Sommets, Milieu et Base) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Acacia mangium*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f. = Age de la feuille, S = Sommet, M = Milieu, B = Base, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A.f.	Chl. tot	Chl. a	Chl. b	Ca-Ch	Caroténoïdes	Azote
1 an	S	J	237.9 \pm 28.6 (a)	163.2 \pm 19.9 (a)	61.3 \pm 6.5 (a)	2.60 \pm 0.25 (a)	36.1 \pm 3.5 (a)	1.70 \pm 0.25 (a)
		M _a	316 \pm 24.6 (b)	194.0 \pm 7.1 (b)	98.8 \pm 17.2 (bc)	2.00 \pm 0.29 (b)	24.4 \pm 6.4 (b)	1.91 \pm 0.17 (a)
		V	259.5 \pm 48.8 (a)	163.9 \pm 25.0 (a)	78.4 \pm 19.0 (b)	2.12 \pm 0.17 (b)	26.6 \pm 3.1 (b)	1.63 \pm 0.22 (a)
	B	J	238.4 \pm 15.6 (a)	164.5 \pm 9.9 (a)	58.1 \pm 9.5 (a)	2.90 \pm 0.61 (a)	38.2 \pm 8.1 (b)	1.91 \pm 0.22 (a)
		M _a	338.5 \pm 44.6 (b)	203.7 \pm 14.4 (bcd)	110.5 \pm 29.4 (c)	1.91 \pm 0.34 (b)	23.2 \pm 9.8 (b)	1.82 \pm 0.16 (a)
		J	343.1 \pm 44.1 (b)	213.3 \pm 22.5 (c)	110.6 \pm 19.2 (cd)	1.90 \pm 0.23 (b)	28.6 \pm 8.1 (b)	2.42 \pm 0.54 (b)
2 ans	S	M _a	413.3 \pm 22.2 (c)	237.1 \pm 13.3 (bd)	154.7 \pm 22.6 (d)	1.56 \pm 0.25 (b)	15.2 \pm 7.7 (bd)	2.38 \pm 0.5 (b)
		V	307.8 \pm 36.5 (b)	185.8 \pm 16.9 (d)	101.8 \pm 29.3 (bc)	1.90 \pm 0.35 (b)	22.3 \pm 9.3 (bd)	2.11 \pm 0.56 (b)
		J	292.2 \pm 12.8 (bd)	188.8 \pm 6.7 (d)	86.4 \pm 8.7 (b)	2.20 \pm 0.25 (b)	27.3 \pm 5.7 (b)	2.20 \pm 0.16 (b)
	M	M _a	396.1 \pm 31.9 (c)	219.8 \pm 11.1 (cb)	154.4 \pm 32.3 (de)	1.46 \pm 0.25 (c)	9.8 \pm 7.9 (c)	2.07 \pm 0.52 (ab)
		V	347.6 \pm 40.6 (b)	206.4 \pm 12.1 (bc)	121.2 \pm 26.8 (c)	1.76 \pm 0.36 (bc)	17.9 \pm 9.3 (bc)	1.70 \pm 0.29 (a)
		J	254.5 \pm 28.6 (a)	161.8 \pm 16.6 (a)	75.8 \pm 7.4 (a)	2.10 \pm 0.24 (b)	26.3 \pm 4.8 (b)	1.40 \pm 0.53 (a)
3 ans	B	M _a	364.8 \pm 48.1 (b)	217.4 \pm 19.5 (c)	122.5 \pm 29.7 (c)	1.82 \pm 0.25 (bc)	21.3 \pm 6.7 (bd)	2.24 \pm 0.21 (b)
		V	257.4 \pm 45.3 (ad)	162.3 \pm 17.2 (a)	77.4 \pm 13.6 (b)	2.10 \pm 0.18 (b)	25.4 \pm 2.7 (bd)	2.01 \pm 0.87 (ab)
		J	342.4 \pm 23.1 (b)	179.3 \pm 11.3 (a)	141.8 \pm 24.5 (d)	1.30 \pm 0.34 (d)	7.2 \pm 3.3 (c)	2.50 \pm 0.15 (b)
	S	M _a	480.5 \pm 42.7 (c)	264.1 \pm 41.9 (e)	185.0 \pm 23.3 (e)	1.38 \pm 0.2 (d)	9.6 \pm 3.6 (c)	3.30 \pm 0.33 (b)
		V	353.6 \pm 46.3 (b)	201.2 \pm 45.1 (bc)	125.8 \pm 35.6 (cd)	1.60 \pm 0.11 (c)	18.7 \pm 7.3 (cd)	2.21 \pm 0.46 (b)
		J	313.1 \pm 42.2 (b)	184.1 \pm 30.9 (ab)	106.8 \pm 18.4 (b)	1.70 \pm 0.34 (bc)	19.9 \pm 8.4 (bc)	2.30 \pm 0.48 (b)
3 ans	M	M _a	417.8 \pm 41.4 (c)	230.2 \pm 40.6 (c)	164.8 \pm 28.3 (de)	1.39 \pm 0.15 (d)	8.9 \pm 6.2 (c)	2.34 \pm 0.62 (b)
		V	318.6 \pm 48.1 (b)	188.2 \pm 24.5 (ab)	108.8 \pm 19.9 (c)	1.74 \pm 0.18 (bc)	22.0 \pm 4.7 (bd)	1.85 \pm 0.35 (a)
		J	286.9 \pm 44.6 (ab)	182.1 \pm 22.7 (ab)	89.7 \pm 18.9 (b)	2.10 \pm 0.24 (b)	26.2 \pm 3.2 (b)	1.90 \pm 0.22 (a)
	B	M _a	377.7 \pm 47.2 (c)	219.6 \pm 34.6 (bc)	142.1 \pm 35.8 (d)	1.57 \pm 0.22 (cd)	12.9 \pm 8.4 (bcd)	2.29 \pm 0.31 (b)
		V	296.5 \pm 45.1 (ab)	180.2 \pm 32.7 (ab)	102.5 \pm 22.2 (bc)	1.76 \pm 0.14 (bc)	21.9 \pm 3.1 (bd)	2.02 \pm 0.42 (ab)
		J						

Tableau A-4 : Epaisseur de la cuticule adaxial et abaxiale, de l'épiderme adaxial et abaxial, du parenchyme palissadique 1 et 2 et de la moelle parenchymateuse moyennes (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Sommet, Milieu et Base) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Acacia mangium*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f. = Age de la feuille, S = Sommet, M = Milieu, B = Base, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A. f.	C. sup	C. inf	E. sup	E. inf	P.pal 1	P.pal 2	M.parenchy
1 an	S	J	3.41 ± 0.18 (a)	2.96 ± 0.42 (a)	6.79 ± 0.29 (a)	5.88± 0.54 (a)	58.80 ± 3.78 (ab)	53.66 ± 2.87 (a)	127.3 ± 16.19 (a)
		M _a	3.63 ± 0.23 (ab)	3.16 ± 0.11 (a)	7.73 ± 0.94 (abd)	6.54 ± 0.81 (ab)	62.87 ± 3.74 (ab)	53.87 ± 3.33 (a)	115.2 ± 12.12 (ab)
		V	3.60 ± 0.24 (ab)	3.18 ± 0.16 (a)	6.75 ± 0.36 (ab)	6.27 ± 0.46 (ab)	61.18 ± 4.90 (ab)	58.08 ± 5.96 (ab)	115.1 ± 11.64 (ab)
	B	J	3.48 ± 0.25 (ab)	3.00 ± 0.26 (a)	7.00 ± 0.50 (ab)	6.30 ± 0.45 (ab)	60.67 ± 1.05 (ab)	56.71 ± 2.65 (ab)	117.6 ± 4.02 (a)
		M	3.69 ± 0.20 (b)	3.24 ± 0.17 (a)	7.37 ± 0.62 (ab)	6.11 ± 0.58 (ab)	63.98 ± 6.26 (b)	53.51 ± 3.81 (a)	113.1 ± 7.53 (ab)
	S	J	3.77 ± 0.51 (b)	3.45 ± 0.33 (ac)	7.64 ± 0.50 (bd)	6.54 ± 0.51 (ab)	62.97 ± 1.92 (b)	57.21 ± 4.18 (ab)	128.4 ± 9.72 (a)
M _a		4.45 ± 0.34 (c)	4.25 ± 0.27 (b)	7.07 ± 0.26 (ab)	6.28 ± 0.88 (ab)	64.47 ± 2.60 (b)	58.35 ± 2.54 (b)	132.5 ± 8.05 (a)	
V		4.04 ± 0.33 (bc)	3.65 ± 0.58 (bc)	7.33 ± 0.39 (ab)	6.82 ± 0.52 (b)	63.48 ± 2.68 (b)	58.76 ± 3.04 (b)	140.6 ± 13.92 (a)	
2 ans	M	J	3.84 ± 0.35 (ab)	3.60 ± 0.21 (c)	6.88 ± 0.51 (ab)	5.99 ± 0.45 (ac)	59.30 ± 1.98 (ab)	55.85 ± 2.90 (ab)	116.2 ± 10.98 (ab)
		M _a	4.14 ± 0.25 (c)	3.51 ± 0.35 (c)	6.17 ± 0.27 (c)	5.79 ± 0.36 (a)	61.84 ± 2.40 (ab)	57.99 ± 4.95 (ab)	124.9 ± 9.35 (a)
		V	3.95 ± 0.53 (bc)	3.59 ± 0.70 (abc)	6.75 ± 0.49 (abc)	6.01 ± 0.63 (ac)	59.86 ± 3.54 (ab)	58.47 ± 5.18 (ab)	123.3 ± 13.73 (ab)
	B	J	3.63 ± 0.15 (ab)	3.17 ± 0.32 (a)	6.82 ± 0.42 (a)	6.36 ± 0.10 (bc)	51.85 ± 4.22 (c)	50.86 ± 4.56 (a)	109.7 ± 6.38 (b)
		M _a	4.14 ± 0.48 (bc)	3.62 ± 0.46 (c)	7.21 ± 0.49 (ab)	5.53 ± 0.94 (ac)	58.84 ± 2.32 (ab)	54.23 ± 4.61 (ab)	107.3 ± 3.95 (bc)
		V	3.78 ± 0.58 (abc)	3.71 ± 0.57 (bc)	7.57 ± 0.55 (bd)	6.64 ± 0.33 (bc)	59.18 ± 3.80 (ab)	56.51 ± 3.71 (ab)	123.3 ± 4.31 (a)
S	J	J	4.22 ± 0.39 (c)	3.83 ± 0.28 (c)	8.18 ± 0.38 (d)	7.30 ± 0.37 (b)	63.84 ± 3.25 (b)	62.35 ± 3.69 (b)	128.7 ± 3.74 (a)
		M _a	4.68 ± 0.42 (c)	4.33 ± 0.46 (b)	7.72 ± 0.58 (bd)	6.72 ± 0.81 (bc)	65.46 ± 3.42 (b)	59.99 ± 2.04 (b)	130.6 ± 3.28 (a)
		V	4.25 ± 0.57 (c)	4.04 ± 0.68 (bc)	7.70 ± 0.72 (bd)	7.10 ± 0.77 (b)	63.97 ± 0.77 (ab)	60.75 ± 4.56 (b)	120.3 ± 5.67 (a)
	M	J	4.20 ± 0.44 (c)	3.70 ± 0.24 (c)	6.81 ± 0.80 (abc)	5.81 ± 0.80 (abc)	61.27 ± 6.40 (ab)	58.37 ± 4.53 (ab)	106.1 ± 11.17 (bc)
		M _a	4.04 ± 0.52 (bc)	3.51 ± 0.27 (c)	7.51 ± 0.66 (abd)	5.97 ± 0.77 (abc)	59.03 ± 4.76 (ab)	57.24 ± 5.32 (ab)	110.6 ± 11.68 (abc)
		V	4.02 ± 0.65 (abc)	3.47 ± 0.37 (c)	7.16 ± 0.75 (ab)	5.94 ± 0.84 (abc)	62.35 ± 3.41 (ab)	58.10 ± 3.75 (ab)	111.8 ± 7.03 (b)
B	J	J	3.77 ± 0.41 (ab)	3.13 ± 0.24 (a)	6.14 ± 0.90 (ac)	5.72 ± 0.91 (abc)	54.60 ± 2.86 (ac)	54.05 ± 3.16 (a)	100.9 ± 6.73 (c)
		M _a	3.53 ± 0.34 (ab)	3.12 ± 0.35 (a)	6.23 ± 0.39 (ac)	5.67 ± 0.24 (a)	56.57 ± 3.22 (abc)	53.66 ± 3.02 (a)	105.3 ± 6.59 (bc)
		V	3.85 ± 0.53 (abc)	3.38 ± 0.29 (ac)	7.08 ± 0.84 (ab)	6.16 ± 1.04 (abc)	58.83 ± 3.29 (ab)	55.41 ± 4.15 (ab)	108.4 ± 15.72 (abc)

Tableau A-5 : Réflectance, transmittance et absorbance moyennes (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Tronc et Branche) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Tectona grandis*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f. = Age de la feuille, T = Tronc, B = Branche, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A.f.	R _{PAR}	T _{PAR}	A _{PAR}
1 an	T	J	0.06 \pm 0.02 (ad)	0.04 \pm 0.002 (a)	0.88 \pm 0.02 (ab)
		M _a	0.07 \pm 0.01 (ad)	0.03 \pm 0.001 (b)	0.89 \pm 0.01 (a)
		V	0.08 \pm 0.01 (b)	0.04 \pm 0.007 (ab)	0.88 \pm 0.01 (b)
2 ans	T	J	0.05 \pm 0.006 (acd)	0.03 \pm 0.005 (bc)	0.91 \pm 0.008 (c)
		M _a	0.07 \pm 0.007 (a)	0.03 \pm 0.002 (c)	0.90 \pm 0.009 (a)
		V	0.08 \pm 0.01 (ab)	0.01 \pm 0.004 (d)	0.90 \pm 0.01 (a)
3 ans	T	J	0.05 \pm 0.005 (d)	0.05 \pm 0.02 (ab)	0.90 \pm 0.02 (a)
		M _a	0.06 \pm 0.007 (ad)	0.05 \pm 0.02 (ab)	0.90 \pm 0.02 (a)
		V	0.07 \pm 0.006 (a)	0.04 \pm 0.01 (acd)	0.89 \pm 0.02 (a)
	B	J	0.05 \pm 0.003 (acd)	0.06 \pm 0.02 (a)	0.88 \pm 0.02 (ab)
		M _a	0.06 \pm 0.007 (abc)	0.06 \pm 0.01 (a)	0.87 \pm 0.01 (ab)

Tableau A-6 : Surface foliaire, Epaisseur du limbe et LMA moyennes (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Tronc et branche) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Tectona grandis*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f. = Age de la feuille, T = Tronc, B = Branche, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A.f.	SF	Epaisseur	LMA
1 an	T	J	1461.6 \pm 273.1 (a)	128.2 \pm 4.7 (a)	45.7 \pm 5.5 (a)
		M _a	1455.2 \pm 224.9 (a)	146.5 \pm 4.1 (b)	71.5 \pm 6.4 (b)
		V	1405.2 \pm 177.8 (a)	139.7 \pm 5.9 (b)	77.6 \pm 8.4 (b)
2 ans	T	J	1723.6 \pm 121.3 (b)	132.5 \pm 13.5 (a)	63.6 \pm 8.6 (b)
		M _a	1900.8 \pm 263.7 (b)	156.1 \pm 4.9 (c)	90.1 \pm 12.4 (c)
		V	2199.9 \pm 433.7 (b)	153.8 \pm 5.1 (c)	94.8 \pm 8.6 (c)
3 ans	T	J	1929.2 \pm 467.7 (b)	150.2 \pm 3.5 (b)	65.6 \pm 10.9 (b)
		M _a	2048.3 \pm 265.7 (b)	162.4 \pm 3.8 (d)	90.8 \pm 6.7 (c)
		V	2197.5 \pm 685.1 (b)	165.5 \pm 5.9 (d)	104.9 \pm 9.1 (c)
	B	J	1190.3 \pm 411.3 (ac)	133.9 \pm 10.3 (a)	55.6 \pm 15.1 (a)
		M _a	824.7 \pm 309.1 (c)	147.4 \pm 12.1 (b)	65.4 \pm 5.7 (b)

Tableau A-7 : Teneur en chlorophylle totale, en chlorophylle a, en chlorophylle b, rapport Ca-Cb, teneur en caroténoïdes et en azote foliaire moyen (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Tronc et branche) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Tectona grandis*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f = Age de la feuille, T = Tronc, B = Branche, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A. f.	Chl. tot	Chl. a	Chl. b	Ca-Cb	Caroténoïdes	Azote
1 an	T	J	203.7 \pm 40.5 (a)	90.1 \pm 31.4 (a)	121.8 \pm 41.8 (a)	0.74 \pm 0.21 (a)	47.3 \pm 19.1 (a)	1.92 \pm 0.48 (a)
		M _a	255.3 \pm 65.5 (a)	105.5 \pm 43.9 (a)	132.5 \pm 31.1 (a)	0.80 \pm 0.23 (a)	65.5 \pm 31.9 (a)	1.90 \pm 0.18 (a)
		V	218.5 \pm 56.3 (a)	95.2 \pm 40.4 (a)	122.9 \pm 43.7 (a)	0.78 \pm 0.14 (a)	46.4 \pm 16.1 (a)	1.36 \pm 0.28 (b)
2 ans	T	J	420.9 \pm 81.3 (b)	208.1 \pm 35.4 (b)	182.8 \pm 36.3 (b)	1.14 \pm 0.09 (b)	30.3 \pm 21.1 (a)	2.09 \pm 0.35 (a)
		M _a	429.1 \pm 103.9 (b)	217.2 \pm 50.3 (b)	185.8 \pm 41.1 (b)	1.17 \pm 0.07 (b)	45.6 \pm 17.2 (a)	2.03 \pm 0.13 (a)
		V	436.9 \pm 173.8 (b)	214.8 \pm 81.6 (b)	188.9 \pm 74.1 (b)	1.14 \pm 0.08 (b)	48.7 \pm 18.1 (a)	1.54 \pm 0.20 (a)
3 ans	T	J	419.1 \pm 65.5 (b)	194.9 \pm 40.8 (b)	213.3 \pm 50.1 (b)	0.93 \pm 0.18 (a)	62.4 \pm 35.3 (a)	1.97 \pm 0.45 (a)
		M _a	477.8 \pm 77.9 (b)	233.5 \pm 64.2 (b)	220.1 \pm 25.8 (b)	1.08 \pm 0.39 (ab)	72.7 \pm 27.1 (a)	1.77 \pm 0.34 (a)
	B	V	542.4 \pm 228.8 (b)	240.2 \pm 95.1 (b)	262.3 \pm 112.1 (b)	0.93 \pm 0.09 (a)	87.1 \pm 27.8 (a)	1.26 \pm 0.33 (b)
		J	214.1 \pm 80.8 (a)	94.6 \pm 39.6 (a)	97.6 \pm 36.2 (a)	0.96 \pm 0.15 (a)	28.4 \pm 14.1 (b)	1.79 \pm 0.33 (a)
		M _a	202.4 \pm 39.9 (a)	87.3 \pm 14.7 (a)	90.9 \pm 22.3 (a)	0.98 \pm 0.16 (a)	33.5 \pm 10.8 (ab)	0.95 \pm 0.26 (c)

Tableau A-8 : Epaisseur de la cuticule adaxiale et abaxiale, de l'épiderme adaxial et abaxial, du parenchyme palissadique 1 et 2 et de la moelle parenchymateuse moyennes (\pm écart type) selon l'âge de l'arbre (1, 2 et 3 ans), la position dans la couronne (Tronc et branche) et l'âge de la feuille (Jeune, mature et vieille) chez *Tectona grandis*. Les comparaisons des moyennes (ANOVA Kruskal-Wallis) sont représentées par les lettres a, b, c et d. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95%. A.a = Age de l'arbre, P = Position, A.f = Age de la feuille, T = Tronc, B = Branche, J = Jeune, M_a = Mature et V = Vieille.

A.a	P	A. f.	C. sup	E. sup	E+C. inf	P.pal 1	P.pal 2	P. lacuneux
1 an	T	J	3.28 \pm 0.43 (a)	12.27 \pm 1.82 (a)	7.85 \pm 0.30 (a)	49.10 \pm 9.39 (a)	26.70 \pm 2.34 (ac)	24.70 \pm 3.73 (a)
		M _a	3.29 \pm 0.53 (a)	12.92 \pm 1.56 (a)	7.83 \pm 0.74 (a)	52.33 \pm 3.39 (ac)	24.01 \pm 2.05 (ac)	25.81 \pm 4.93 (a)
		V	3.07 \pm 0.30 (a)	14.19 \pm 1.72 (ab)	7.82 \pm 0.70 (a)	52.82 \pm 8.17 (ac)	24.30 \pm 3.14 (ac)	26.29 \pm 2.70 (bc)
2 ans	T	J	4.07 \pm 0.28 (b)	15.13 \pm 3.69 (ab)	8.03 \pm 0.58 (ab)	51.34 \pm 7.85 (ad)	28.27 \pm 5.35 (bc)	30.95 \pm 4.45 (bc)
		M _a	3.60 \pm 0.76 (ab)	13.67 \pm 3.64 (ab)	8.25 \pm 0.56 (ab)	58.01 \pm 4.27 (bd)	29.70 \pm 2.71 (b)	26.58 \pm 3.78 (abc)
		V	3.94 \pm 0.85 (b)	15.28 \pm 19.8 (ab)	7.99 \pm 0.46 (ab)	60.30 \pm 8.44 (b)	29.53 \pm 3.10 (b)	28.21 \pm 3.19 (abc)
3 ans	T	J	4.66 \pm 0.53 (b)	18.34 \pm 3.09 (b)	9.46 \pm 0.69 (b)	52.68 \pm 3.92 (ac)	30.84 \pm 1.95 (b)	33.59 \pm 7.30 (bc)
		M _a	4.41 \pm 0.54 (b)	14.04 \pm 3.38 (ab)	8.67 \pm 0.68 (ab)	62.18 \pm 9.47 (bc)	30.00 \pm 2.77 (b)	28.16 \pm 3.88 (ab)
	B	V	4.42 \pm 0.29 (b)	15.59 \pm 2.20 (b)	8.87 \pm 0.18 (ab)	61.72 \pm 7.99 (bc)	31.41 \pm 3.74 (b)	31.48 \pm 9.65 (b)
		J	3.92 \pm 0.75 (ab)	15.81 \pm 1.77 (b)	8.53 \pm 0.48 (ab)	51.76 \pm 16.05 (a)	24.78 \pm 4.61 (ac)	27.51 \pm 4.95 (ac)
		M _a	3.16 \pm 1.15 (a)	13.26 \pm 3.64 (ab)	7.78 \pm 1.03 (ab)	55.72 \pm 9.55 (a)	25.30 \pm 4.90 (ac)	25.37 \pm 6.30 (ac)

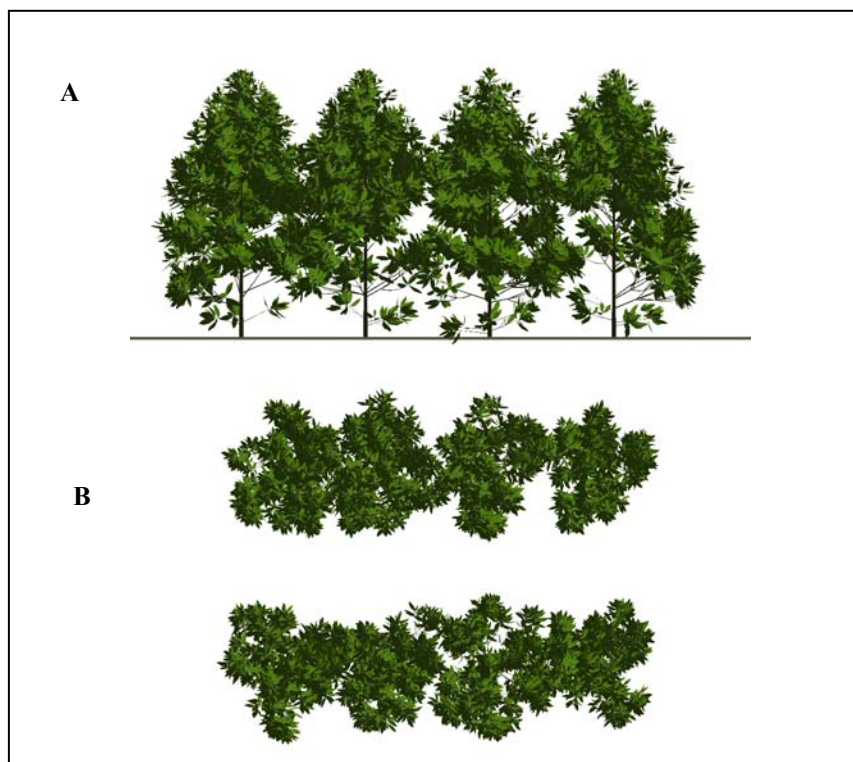
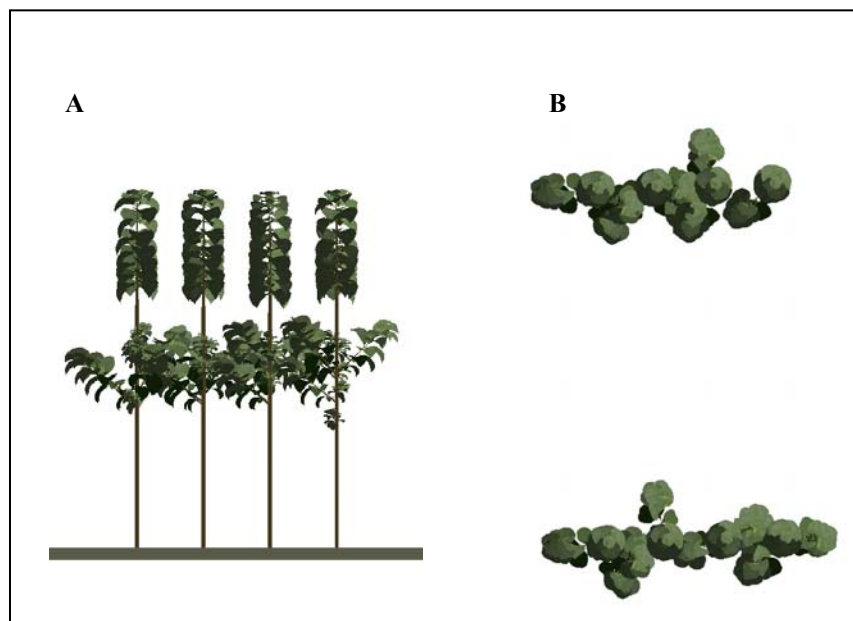
Annexe 3**Fig.1****Fig.2**

Figure 1: Scènes virtuelles d'une sous-parcelle d'*Acacia mangium* âgés de 2 ans en vue latérale (A) et en vue de dessus (B).

Figure 2 : Scènes virtuelles d'une sous-parcelle de *Tectona grandis* âgés de 3 ans en vue latérale (A) et en vue de dessus (B).

Résumé :

Dans les systèmes agroforestiers simples à deux strates, la distribution de la lumière sous les couronnes des arbres est un facteur clé pour le développement de la culture associée. Cette distribution évolue en fonction des saisons et de la dynamique de croissance de la strate arborée. La lumière disponible pour la culture dépend de la quantité de lumière interceptée par les couronnes des arbres et par conséquent de l'architecture des espèces utilisées. L'objectif de cette thèse est de déterminer le rôle de l'architecture de deux espèces, *Acacia mangium* Willd. et *Tectona grandis* L., dans (i) les modalités de l'interception de la lumière par les couronnes et par les feuilles et (ii) les variations intra- et interspécifiques de la distribution du rayonnement sous les couronnes de ces arbres selon leur âge. A partir de l'analyse dynamique des processus de croissance et de ramification de ces deux espèces, un échantillonnage des organes foliaires a permis de déterminer leur répartition, leur géométrie et leurs caractéristiques morphologique, anatomique, optique et biochimique dans les couronnes. Par la simulation de la croissance, de ces deux espèces, paramétrée via des lois mathématiques de croissance et de ramification, des reconstructions 3D d'arbres ont été réalisées en vue de simuler le bilan radiatif de sous-parcelles agroforestières. Les résultats montrent de fortes variations inter- et intraspécifiques de la distribution des organes foliaires et leurs caractéristiques au sein de la couronne et de la distribution du rayonnement sous les couronnes. Les stratégies adoptées par ces deux espèces pour optimiser l'interception lumineuse sont discutées.

Mots clés : *Acacia mangium*, *Tectona grandis*, systèmes agroforestiers, analyse architecturale, interception lumineuse, simulation de la croissance, distribution des organes foliaires, bilan radiatif, structure foliaire, croissance, ramification.

Role of tree architecture in light interception of *Tectona grandis* and *Acacia mangium* crown. Utilization for radiative balance simulation in agroforestry systems.

Abstract:

In a two-strata agroforestry system, transmitted photosynthetically active radiation distribution under the tree canopies is a limiting factor for the establishment and growth of intercrops. Light distribution changes according to the season and tree canopy development. The light available for the intercrops depends on the quantity of light intercepted by the tree canopies and consequently on the architecture of the tree species considered. The aim of this work is to define for two species, *Acacia mangium* Willd. and *Tectona grandis* L., the role of tree architecture in (i) light capture modalities by the tree canopy and by leaves and (ii) intra- and interspecific light distribution under the tree canopy according to tree age. From a dynamic analysis of growth and branching processes for these two-species, a leaf sampling enables to determine leaf display, leaf geometrical pattern and morphological, anatomical, optical properties and biochemical leaf characteristics within the tree crown. Through growth simulation of these two species, based on growth and branching mathematical laws, 3D virtual trees were constructed to simulate agroforestry plots radiative balance. The results show high intra- and interspecific variations in leaf display and leaf characteristics within the tree crowns and in light distribution under tree canopies. The strategies of light capture efficiency adopted by the two-species are discussed.

Discipline: Botanique

Key words: *Acacia mangium*, *Tectona grandis*, agroforestry system, architectural analysis, light interception, growth simulation, leaf distribution, radiative balance, leaf structure.